АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 56

11

НОЯБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1971

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 56 (1971) № 11

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, П. А. Генкель, М. М. Голлербах, П. М. Жуковский, О. В. Заленский, Л. В. Кудряшев, Е. М. Лавренко (главный редактор), *Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская, Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов, Л. Е. Родин, В. П. Савич, В. Б. Сочава, В. В. Суворов, А. Л. Тахтаджян, Б. А. Тихомиров, А. И. Толмачев, Н. В. Турбин, С. Н. Тюремнов, Ан. А. Федоров, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, P. A. Henckel, M. M. Hollerbach, L. V. Kudryashov, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev, H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz, B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov, L. E. Rodin, V. P. Savicz, V. B. Soczava, V. V. Suvorov, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov, S. N. Tiuremnov, A. I. Tolmatchev, N. V. Turbin, M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *O. V. Zalensky, P. M. Zhukovsky.*

Адрес редакции Ботанического журнала: 199164, Ленинград, Менделеевская лин., д. 1,
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. И. Иващенкова* и *Н. П. Кизим*

Сдано в набор 12/VIII 1971 г. Подписано к печати 27/X 1971 г. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$.
Печ. л. $10^1/_2 + 2$ вкл. ($^1/_4$ печ. л.) = 15.05 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 17.96. Тип. зак. 484. М-08584.
Тираж 2546.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 лин., д. 12

УДК 582.26 : 581.524.44 : 581.11

К. М. Хайлов

ВНЕШНЕМЕТАБОЛИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МАКРОФИТОВ В ПРИБРЕЖНЫХ МОРСКИХ ФИТОЦЕНОЗАХ

K. M. KHAILOV. COMMUNICATIONS BY MEANS OF EXTERNAL METABOLITES BETWEEN DIFFERENT SEAWEEDS IN THE INSHORE PLANT COMMUNITIES

Радиоуглеродным методом изучалось усвоение и включение в обмен веществ рядом видов макрофитов Черного и Баренцева морей (реципиентов) органических метаболитов и углекислоты, выделяемых другими видами макрофитов тех же сообществ (доноров). Показано, что интенсивность усвоения органических метаболитов одного донора существенно различна у ряда реципиентов, отражая, вероятно, разную «степень их гетеротрофности». Интенсивность усвоения органических метаболитов и характер их включения в обмен веществ связаны с интенсивностью фотосинтеза. При невысокой интенсивности фотосинтеза виды с развитыми гетеротрофными потребностями могут обеспечивать за счет органических метаболитов (при концентрации их в среде 5—6 мг·л$^{-1}$) до 18% вещества, используемого для роста.

Совместная встречаемость разных видов макрофитов в прибрежных морских сообществах, в частности их избирательное эпифитирование, еще не получили полного причинного объяснения. В принципе ясно, что оба эти явления определяются в значительной (если не большой) мере различными прямыми и косвенными взаимодействиями разных видов. В этой статье будет рассмотрен один из наименее изученных, но часто предполагаемых в сообществах макрофитов (Морозова-Водяницкая, 1936; Provasoli, 1958; Хайлов, 1964) типов межорганизменной связи — внешнеметаболическое воздействие видов при участии внешних органических метаболитов и углекислоты.

Факты взаимного влияния, связанного с выделением органических метаболитов и их биологическим действием на сопутствующие виды макрофитов, давно известны (Levring, 1945; Хайлов, 1971). В последнее время выяснилось, что такими факторами могут быть, в частности, физиологически активные вещества и витамины, синтезируемые и выделяемые в воду либо самими талломами макрофитов, либо сопутствующей им эпифитной бактериофлорой (Provasoli, 1958; Tatewaki a. Provasoli, 1964; Iwasaki, 1965). Многократно высказывалось предположение, что морские макрофиты могут выделять и усваивать и обычные, не обладающие высокой физиологической активностью органические метаболиты. Процесс выделения стал интенсивно исследоваться с количественной стороны (Khailov a. Burlakova, 1969; Sieburth, 1969; Wetzel, 1969; Бурлакова, 1970), причем разными исследователями были получены весьма близкие результаты, говорящие о выделении примерно трети, а в ряде случаев и более продуцируемого органического вещества. Однако систематического исследования гетеротрофных потребностей макрофитов, насколько нам известно, до сих пор не проводилось. Не было и работ, посвященных количественному анализу передачи метаболитов между видами одного сообщества.

Мы поставили своей задачей провести количественную оценку внешнеметаболической связи макрофитов, сравнивая в экспериментальных условиях утилизацию органических метаболитов, прижизненно выделяемых одним (доминирующим по биомассе) видом, другими видами того же сообщества, а также талломами самого вида-донора. Одновременно представлялось интересным сопоставить характер включения в обмен веществ макрофитов органических метаболитов и углекислоты — основного источника автотрофной продукции в сообществах.

Материал и методы исследования

Работа проводилась с макрофитами прибрежных сообществ двух разных биогеографических зон: летом 1968 и 1969 гг. — на побережье Баренцева моря (Мурманский морской биологический институт АН СССР) и весной 1969 г. — на побережье Черного моря (Карадагское отделение Института биологии южных морей АН УССР).

Методика экспериментов по передаче растворенного органического вещества (РОВ) и CO_2 между разными черноморскими видами (опыт № 1) заключалась в следующем. Свежесобранные талломы доминирующего вида *Cystoseira barbata,* свободные от видимых невооруженным глазом обрастаний, интенсивно метились C^{14}-бикарбонатом натрия в течение суток; после этого они отмывались нерадиоактивной морской водой и переносились в свежую нерадиоактивную морскую воду, в которой оставались без протока, но в условиях обычного дневного освещения в течение 10 часов. За это время в воде накапливались прижизненно выделяемые растениями РОВ и метаболическая углекислота, меченные по C^{14}. После этого талломы цистозиры вынимались из воды и она фильтровалась через мембранный ультрафильтр с размером пор ~0.5 мк. В профильтрованной воде определялась концентрация C^{14}-РОВ, их удельная радиоактивность, а также соотношение C^{14} в форме РОВ, и в форме CO_2 и бикарбонатов.

Далее из половины объема профильтрованной воды удалялась радиоактивная углекислота и бикарбонаты (подкислением HCl до pH ~3.0, продуванием воздуха и вновь доведением pH до 8.0 раствором NaOH), так что радиоактивный углерод оставался в воде только в форме РОВ. Вторая половина объема воды содержала сумму C^{14}-РОВ и C^{14}-CO_2 в известном соотношении. В каждую половину фильтрата помещались одинаковые навески свежесобранных талломов нескольких видов макрофитов (~300 мг сырого веса на 0.25 л воды). Они находились в этой воде в течение 6 часов, утилизируя предоставленные им метаболиты, после чего промывались неактивной морской и дистиллированной водой и высушивались до абсолютно сухого веса.

В опыте с баренцевоморскими макрофитами (опыт № 2) видом-донором был *Fucus vesiculosus*, талломы которого метились бикарбонатом натрия аналогичным образом. Точно так же была получена смесь внешних метаболитов *F. vesiculosus* в морской воде. После этого CO_2 и бикарбонаты, несущие метку, были удалены продуванием и радиоуглерод остался в ней только в форме РОВ. В этот раствор помещались на 7 часов виды-реципиенты (~по 500 мг сырого веса каждого вида на 0.5 л воды). Одновременно у тех же видов определялась величина фотосинтеза за счет CO_2 (опыт № 2б). Для этого применялась обычно радиоуглеродная методика (Nielsen Steaman, 1951). Объем склянок — 250 мл. Фотосинтез определялся в одном случае в солнечную погоду, в другом в весьма пасмурную. В обоих случаях склянки с макрофитами освещались рассеянным светом (под навесом). Данные по фотосинтезу позволяют рассчитать величину утилизации РОВ как часть общей фотосинтетической продукции при двух разных интенсивностях освещения.

Включение меченых метаболитов в липиды талломов определялось после их экстракции смесью хлороформа и эталона в отношении 2 : 1, которая проводилась в отдельных пробах, без высушивания при 100°. Препараты для определения удельной радиоактивности наносились на планшетки из расчета не более мг на 1 см^2, что позволяло не вводить поправки на самопоглощение.

Температура воды во всех опытах с баранцевоморскими макрофитами находилась в пределах 8—10°, а в опытах с черноморскими видами в пределах 18—20°.

Результаты и обсуждение

В табл. 1 приведены результаты эксперимента № 1 по утилизации метаболитов, выделяемых цистозирой — РОВ и CO_2, разными видами сообщества, в том числе и талломами самой цистозиры. Эти величины отражают лишь накопление метаболитов растениями, т. е. практически их использование на рост (детальное обоснование см. ниже). Траты органических метаболитов донора на энергетический обмен веществ вида-реципиента эти цифры не отражают. Поэтому общая утилизация метаболитов (траты на пластический обмен + траты на энергетический обмен + выделение в форме РОВ и CO_2) выше приводимых в таблице величин.

ТАБЛИЦА 1

Сравнительная эффективность передачи внешних метаболитов *Cystoseira barbata* в форме растворенного органического вещества (РОВ) и CO_2

Виды-рецепиенты	Общая удельная радиоактивность талломов в имп. мин.$^{-1}$ · мг$^{-1}$ (на сухой вес) за время опыта			$\frac{РОВ}{РОВ+CO_2}$	$\frac{CO_2}{РОВ+CO_2}$
	субстрат— РОВ + CO_2 (А)	субстрат— РОВ (В)	субстрат— CO_2 (А — В)		
Cystoseira barbata (Good. et Wood.) Ag.	204	16	188	7.8	92.2
Callithamnion corymbosum (J. E. Smith) Lyngb.	1592	138	1454	8.6	91.4
Ceramium rubrum (Huds.) Ag. . . .	259	36	223	13.8	86.2
C. ciliatum (Ell.) Ducl.	187	51	136	27.3	72.7
C. diaphanum (Lightf.) Roth . . .	248	75	173	30.2	69.8

Как показывает сравнение удельной радиоактивности талломов изучаемых видов, наиболее интенсивно метаболиты цистозиры — РОВ и CO_2 использует калитамнион, для которого характерна наибольшая скорость роста в этот период. Интересно отметить, что калитамнион обладает также наибольшей среди этих и ряда других черноморских макрофитов удельной скоростью выделения органических веществ (Khailov a. Burlakova, 1969).

Относительные величины утилизации (передачи) тех же метаболитов показывают, что цистозира в наименьшей степени использует на рост органические вещества, которые она выделяет. Церамиум диафанум, напротив, утилизирует их в наибольшей степени. Отметим, что церамиум диафанум является типичным эпифитом цистозиры, тогда как другие из перечисленных в табл. 1 видов эпифитируют на цистозире в меньшей мере (Морозова-Водяницкая, 1936). Необходимо, однако, подчеркнуть, что приводимые в табл. 1 величины имеют лишь сравнительное значение, отражая так сказать «степень гетеротрофности» взятых видов. Объективная количественная оценка обмена веществ различных макрофитов на шкале авто-гетеротрофности представляет сейчас весьма существенную задачу, особенно ввиду того, что мнение об их полном автотрофизме распространилось весьма широко. Между тем в отношении одноклеточных водорослей столь жесткая точка зрения, свойственная ранним исследователям, уже пересмотрена и сменилась представлением о существенно разной у разных видов степени их авто-гетеротрофности (Provasoli, 1963; Casselton, 1966).

Сами величины относительной скорости использования внешних метаболитов на рост, полученные в этом эксперименте, отражают, естественно, те конкретные соотношения углерода в форме РОВ и CO_2, которые имелись в нашем эксперименте. В природных условиях их соотношение может быть существенно иным, вероятно, в сторону преобладания CO_2.

Реальное участие внешних органических метаболитов в приросте вещества у макрофитов должно определяться с учетом реальных концентраций этих веществ в воде, должно быть выражено в абсолютных единицах и сопоставлено с продукцией фотосинтеза. Такое сопоставление сделано в табл. 2 по результатам работы с шестью видами баренцевоморских макрофитов. Использование на рост прижизненно выделяемого органического вещества донора видами-рецепиентами выражено здесь в весовых единицах, отнесенных к единице времени.

ТАБЛИЦА 2

Прирост органического вещества (ммкг·мг$^{-1}$·час$^{-1}$) за счет утилизации органических метаболитов *Fucus vesiculosus* и фотосинтеза

Виды-рецепиенты	Экспериментальные величины				Расчетные величины			
	усвоение РОВ (при 5.6 мг/л)		усвоение CO_2 (фотосинтез)		РОВ + фотосинтез		РОВ (А) РОВ + + CO_2 (А + В)	
	темнота	свет (А)	пасмурно (В)	солнечно ($В_1$)	пасмурно (В + А)	солнечно ($В_1$ + А)	пасмурно	солнечно
Fucus vesiculosus L.	0.025	0.028	0.308	0.553	0.336	0.581	8.3	4.8
Fucus distichus L. emend. Powell.	0.023	0.023	0.317	0.529	0.340	0.552	6.7	4.1
Ascophyllum nodosum (L.) Le Jol.	0.028	0.028	0.126	0.202	0.154	0.230	18.2	12.2
Rhodymenia palmata (L.) Grev.	0.040	0.058	0.474	0.968	0.532	1.026	10.9	5.6
Cladophora fracta (Dillw.) Kütz.	0.090	0.080	1.002	2.267	1.082	2.347	7.4	1.2
Desmarestia viridis (O. Müll.) Lamour	0.435	0.395	1.285	3.880	2.681	4.276	14.7	9.2

Как и у черноморских макрофитов, склонность к гетеротрофии различна у разных видов. У трех видов бурых водорослей удельная скорость использования РОВ на рост минимальна и практически одинакова, тогда как у десмарестии она на порядок выше. Однако при одинаковой у трех бурых водорослей удельной скорости утилизации РОВ склонность к гетеротрофному питанию у аскофилума выражена сильнее, чем у всех других. Характерно, что десмарестия, отличающаяся наивысшей удельной скорстью утилизации органических метаболитов, менее склонна к гетеротрофии, чем аскофиллум.

Сравнение роста, основанного на автографной продукции (опыт № 2б) с ростом за счет утилизации РОВ, выделяемого другим видом (опыт № 2), показывает, что доля РОВ в общем приросте органического вещества у макрофитов сильно зависит от интенсивности фотосинтеза. Величина фотосинтеза в свою очередь резко изменяется с изменением освещенности. В то же время удельная скорость утилизации РОВ на рост связана с освещенностью в гораздо меньшей мере (табл. 4). Действительно, использование на рост гидролизата водорослей талломами *Fucus vesiculosus* в полной темноте и при полном дневном освещении (пасмурно) различается всего в 1.2 раза, а талломами *Rhodymenia palmata* — в 1.9 раза. В равной мере это относится и к утилизации глюкозы представителем бурых водорослей — фукусом, у которого использование глюкозы на рост одинаково в темноте и на свету. Поэтому в табл. 2 утилизация органических метаболитов как часть суммарного прироста (за счет РОВ+CO_2) представлена двумя колонками цифр. При ограниченном фотосинтезе (очень пасмурно) она относительно высока — до 18% у аскофилума. При интенсивном фотосинтезе (солнечно) эта доля значительно ниже и достигает у кладофоры всего 1.2% от общего прироста. Следует специально подчеркнуть, что приводимые величины отражают лишь условия нашего эксперимента. В частности, величина фотосинтеза здесь ниже максимальной; при максимальном же фотосинтезе доля РОВ в росте тех же видов несомненно оказалась бы еще ниже, в полном соответствии с их статусом в основном автотрофных организмов. Однако наши данные показывают, что когда фотосинтез относительно невелик, участие РОВ в росте у видов с четко выраженными гетеротрофными потребностями может быть значительным. Особенно это относится к ночному времени, когда рост, хотя и относительно небольшой, может, по-видимому, происходить исключительно за счет РОВ окружающей воды, содержащей метаболиты сопутствующих видов. Конечно, это является лишь предположением, так как величина дыхания в ночные часы также может оказаться значительной, может быть даже превышающей в некоторых случаях прирост за счет утилизации РОВ. В то же время надо отметить, что концентрация органических метаболитов в опыте № 2 равнялась 5.6 мг/л, что, вообще говоря, не является максимальной величиной для воды в зарослях макрофитов (Хайлов, 1971). Поэтому в реальном биотопе прибрежных макрофитов удельные скорости утилизации РОВ могут иногда быть выше, чем в нашем эксперименте.

О том, что накапливаемые талломами органические внешние метаболиты не просто физически сорбируются на их поверхности, но действительно используются на рост, включаясь в их обмен веществ, говорят результаты определения удельной радиоактивности основных биохимических компонентов талломов — липидов и обезжиренных тканей, представляющих по сути сумму белков и углеводов (табл. 3 и 4). На примере черноморских видов (табл. 3) хорошо видно, что в то время, как углерод CO_2 несколько более интенсивно включается в синтез гидрофильных высокомолекулярных веществ — углеводов и белков, углерод РОВ включается в биосинтез липидов в 2—4 раза интенсивнее, чем в синтез суммы белков и углеводов. Это относится ко всем изученным видам, но особенно к лауренсии. Что касается сравнительного (в процентах от суммы усвоенных метаболитов донора) использования разными видами органических метаболитов, то лауренсия примерно вдвое интенсивнее других видов синтезирует за их счет все основные биохимические компоненты талломов. Это указывает на ее значительную склонность к гетеротрофному питанию.

ТАБЛИЦА 3

Включение углерода внешних метаболитов *Cystoseira barbata* — РОВ и CO_2 в биохимические компоненты талломов реципиентов

Виды-рецепиенты	Включение в углеводы + белки			Включение в липиды		
	субстрат—РОВ имп. мин.$^{-1}$ · · мг$^{-1}$	субстрат—CO_2 имп. мин.$^{-1}$ · · мг$^{-1}$	$\frac{\text{РОВ}}{\text{РОВ}+CO_2}$ (в %)	субстрат—РОВ имп. мин.$^{-1}$ · · мг$^{-1}$	субстрат—CO_2 имп. мин.$^{-1}$ · · мг$^{-1}$	$\frac{\text{РОВ}}{\text{РОВ}+CO_2}$ (в %)
Cystoseira barbata (Good. et Wood.) Ag.	21	212	9.5	51	206	19.8
Ceramium rubrum (Huds.) Ag.	48	587	8.5	115	432	21.0
C. ciliatum (Ell.) Ducl.	37	396	8.5	76	281	21.2
Laurencia obtusa (Huds.) Lamour	13	85	13.2	54	73	41.8

Равным образом внешние органические метаболиты включаются в обмен веществ сопутствующих видов в сообществе макрофитов Баренцева моря. Здесь мы проследили включение в биохимические компоненты талломов, с одной стороны, сложной смеси низкомолекулярных веществ (гидролизат меченных по C^{14} талломов *Fucus vesiculosus*), а с другой стороны, наиболее типичного представителя сахаров — глюкозы. Отметим, что по неопубликованным данным В. Е. Ерохина, работавшего на Баренцевом море в период проведения наших исследований, углеводы составляют значительную долю РОВ в воде в зоне сообществ макрофитов. Парциальная концентрация суммы углеводов в этой воде лежит в пределах 0.5—7.0 мг/л. Аналогичные данные о суммарной концентрации растворенных в прибрежной воде углеводов приводятся Вальшем (Walsh, 1965).

ТАБЛИЦА 4

Включение растворенного гидролизата и глюкозы в биохимические компоненты талломов макрофитов на свету и в темноте[1]

Вид	Субстрат (РОВ)	Освещенные — осв. В темноте — тем.	Обезжиренные талломы (белки + углеводы)		Липиды		Белки + углеводы / липиды
			удельное включение имп. мин.$^{-1}$ · мг$^{-1}$	освещенные / в темноте	удельное включение имп. мин.$^{-1}$ · мг$^{-1}$	освещенные / в темноте	
Fucus vesiculosus L.	Гидролизат	Осв.	156	1.20	275	2.32	0.56
		Тем.	129		114		1.13
	Глюкоза	Осв.	42	1.00	76	4.47	0.55
		Тем.	42		17		2.47
Rhodymenia palmata (L.) Grev.	Гидролизат	Осв.	299	1.91	522	2.19	0.57
		Тем.	156		238		0.65
	Глюкоза	Осв.	74	2.38	171	4.75	0.43
		Тем.	31		36		0.86
Cladophora fracta (Dillw.) Kütz.	Гидролизат	Осв.	474	2.65	1039	4.36	0.45
		Тем.	179		238		0.75
	Глюкоза	Осв.	154	3.75	458	6.63	0.33
		Тем.	41		69		0.59

Из табл. 4 следует, что после предварительной 10-часовой адаптации макрофитов к темноте у разных видов обнаруживается различие в удельной скорости использования РОВ на рост в темноте и на свету. Особенно это относится к кладофоре — виду с очень слабо выраженной способностью использовать РОВ окружающей воды и ярко выраженной автотрофностью (см. табл. 2). У представителя бурых водорослей различие в удельной скорости утилизации РОВ на рост на свету и в темноте минимально. Соответствующее сравнение, относящееся к растворенной в воде глюкозе, показывает, что у кладофоры освещение почти в 4 раза повышает использование РОВ на рост. Можно поэтому предполагать, что по крайней мере отчасти этот процесс связан с фотосинтезом. Отметим, что с фотосинтезом связан и противоположный процесс — выделение РОВ водорослями (Khailov a. Burlakova, 1969). Виды бурых водорослей с относительно невысоким фотосинтезом, по-видимому, в большей мере нуждаются в дополнительном источнике органического вещества для роста и способны включать РОВ в ростовые процессы почти независимо от фотосинтеза.

Резюмируя полученные данные, можно заключить, что межвидовые и внутривидовые (цистозира→цистозира, фукус→фукус) внешнеметаболические связи в сообществах морских макрофитов представляют несомненный факт. Эти связи, по-видимому, имеют довольно существенное значение и имеют непосредственное отношение к структуре сообществ макрофитов. Внешнеметаболические связи осуществляются за счет выделения и утилизации не только метаболической углекислоты, но также и органических метаболитов. Органические метаболиты включаются в процесс роста несколько иначе, чем углекислота, расходуясь на синтез липидов в значительно большей мере, чем на синтез углеводов и белков. В темноте использование органических метаболитов на рост происходит медленнее, чем на свету, но у некоторых видов это различие невелико. Благодаря этому доля участия внешних органических метаболитов в общем приросте органического вещества у макрофитов существенно зависит от освещенности и фотосинтеза. При невысоком фотосинтезе виды с развитыми гетеротрофными потребностями могут обеспечивать за счет РОВ до 18% своего прироста, если концентрация растворенного органического вещества в воде, омывающей талломы, не ниже 5—6 мг/л, что вполне реально. При интенсивном фотосинтезе у большинства исследованных видов прирост за счет растворенных органических метаболитов составляет 1—5%. При сравнении удельных скоростей утилизации РОВ разными видами выявляется их неодинаковая склонность к гетеротрофному питанию как дополнительному источнику роста, причем складывается впечатление, что у видов, склонных к эпифитизму, степень гетеротрофности выше.

---

[1] В темноте — после предварительной адаптации к темноте в течение 10 часов.

Несомненно, что для анализа связи внешнеметаболического обмена веществ в сообществах макрофитов со структурой этих сообществ потребуются многочисленные исследования, но перспективность таких исследований представляется нам очевидной.

Автор приносит свою самую сердечную благодарность дирекции Мурманского морского биологического института АН СССР за содействие в проведении этой работы.

ЛИТЕРАТУРА

Бурлакова З. П. (1970). Кинетика выделения и молекулярное разнообразие внешних метаболитов у морских макрофитов. В сб.: Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. — Морозова-Водяницкая Н. В. (1936). Опыт количественного учета донной растительности в Черном море. Тр. Севастоп. биолог. станц. АН СССР, 5 : 45—217. — Хайлов К. М. (1964). О химическом воздействии морских макрофитов на водную среду. Бот журн., 49, 3 : 338—347. — Хайлов К. М. (1971). Экологический метаболизм в море. — Casselton P. J. (1966). Chemo-organotrophic growth of xantophycean algae. New Phytologist, 65 : 134—140. — Iwasaki H. (1965). Nutritinal studies of the edible seaweeds *Porphyra tenera*. I. Plant and Cell Physiol., 6 : 325—336. — Khailov K. M. a. Z. P. Burlakova. (1969). Release of dissolved organic matter by marine seaweeds and distribution of their total production to inshore communities. Limnol. a. Oceanogr., 14, 4 : 521—527. — Levring T. (1945). Some culture experiments with marine plankton diatoms. Meddeland. Oceanogr. Inst. Sjätte följen, Ser. B., 3, 12. — Nielsen Steaman E. S. (1951). Measurement of the production of organic matter in the sea by means carbon-14. Nature, 4252, 684. — Provasoli L. (1958). Effect of plant hormones on Ulva. Biol. Bull. 114 : 375—384. — Provasoli L. (1963). Growing marine seaweeds. In: Proceed. 4-th Internat. Sympos. Seaweeds. : 9—17. — Sieburth J. McNail. (1969). Studies of algal substances in the Sea. III. Production of extracellular organic material by littoral marine algae. Journ. Exp. Marine. Biol. a. Ecol., 3, 3 : 275—289. — Tetawaki N. a. L. Provasoli. (1964). Vitamin requirements of three species of *Antithamnion*. Bot. Marina, 6, 3/4 : 193—203. — Walsh G. E. (1965). Studies of dissolved carbohydrates in Cape Cod waters. I. General survey. Limnol. a. Oceanogr., 10: 570 — 576. — Wetzel R. G. (1969). Excretion of dissolved organic compounds by aquatic macrophytes. Bioscience, 6: 539—540.

Институт биологии южных морей,
г. Севастополь.

(Получено 1 IV 1970).

SUMMARY

The uptake and inclusion into biosynthesis of some Black-sea and Barentz-sea species (recipients) of external organic metabolites and CO_2 released by some other species (donors) in the same communities were studied by radiocarbon method. It was shown that specific rates of uptake of organic metabolites, excreted by one and the same donor, differ in different recipient species. Specific rates of uptake and the biochemical patterns of this process are connected with the intensity of photosynthesis. Up to 18% of total growth in certain conditions can be provided by external organic metabolites released by surrounding species.

ТОМ 56 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1971, № 11

УДК 581.543 : 581.526.427 (571.14)

К. А. Куркин

ЛЕТНИЙ И МНОГОЛЕТНИЙ ПОКОЙ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ БАРАБИНСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

С 1 рисунком

K. A. KURKIN. ON SUMMER AND LONG-TERM REST OF PERENNIAL GRASSES OF THE BARABINSK FOREST-STEPPE

В статье рассматриваются данные, характеризующие летний и многолетний покой и полупокой у травянистых многолетников Барабинской лесостепи. В большинстве случаев летний покой и полупокой вызываются дефицитом влаги в засушливые периоды. Многолетний покой, кроме того, может быть связан с обострением конкуренции за доступный азот (у некоторых нитратофилов) и систематическим зоогенным повреждением точек роста. Показано, что кратковременный летний покой и полупокой являются лабильными; ухудшение и улучшение условий являются сигналами для перехода растений в состояние покоя и выхода из него. Многолетний покой, если он связан с повреждением точек роста, может иметь не лабильный, а «летаргический» характер: растения выходят из такого покоя лишь после особых стимулирующих воздействий.

У травянистых многолетников широко распространена способность к переходу в состояние летнего покоя, являющаяся приспособлением для переживания неблагоприятных для них периодов в теплое время года. Так, например, эфемероиды пустынь и многолетние травы полусаванн в течение длительного и жаркого лета без осадков находятся в состоянии глубокого покоя. Эфемероиды широколиственных лесов благодаря летнему покою «уходят» от затенения. В степях дерновинные злаки в наиболее жаркий и сухой период лета переходят в состояние кратковременного полупокоя (Пачоский, 1917; Лавренко, 1956; Короткова, 1957; Гордеева, 1962; Свешникова, 1962, 1963; Беспалова и Борисова, 1963; Лавренко и Свешникова, 1965, и др.), который иногда называют диапаузой (Свешникова, 1962). Летний покой обнаружен и у некоторых луговых трав (Раменский, 1925, 1938; Шенников, 1941; Работнов, 1950, 1956, 1964, и др.).

Под покоем, как известно, понимается такое состояние растений, когда у них отсутствует видимый рост и понижена интенсивность физиолого-биохимических процессов (Laude, 1953; Максимов, 1958; Новиков, 1961; Сабинин, 1963; Беспалова и Борисова, 1963; Каримов, 1964; Метлицкий и Кораблева, 1965; Генкель, Окнина, 1966).

Летний покой и полупокой у травянистых растений в аридных условиях обычно связывают с дефицитом почвенной влаги и атмосферной засухи при высоких температурах воздуха (Ларин, 1950; Laude, 1953; Короткова, 1957; Свешникова, 1962; Каримов, 1964, и др.). В этих условиях морфологическим признаком перехода в состояние летнего покоя обычно служит быстрое усыхание надземных побегов (Ларин, 1950, Laude, 1953; Беспалова и Борисова, 1963, и др.), нередко называемое «выгоранием» (Колпиков, 1956; Короткова, 1957; Беспалова и Борисова, 1963; Федосеев, 1964, и др.). Так, по данным З. Г. Беспаловой и И. В. Борисовой (1963), у дерновинных злаков полупокой наступает тогда, «когда кончик верхушечного листа начнет подсыхать, а ниже расположенные 1—2 листа уже совершенно сухие или почти сухие» (стр. 1278). Полный летний покой они характеризуют «потерей всех ассимилирующих частей растений (листьев и стеблей у трав, листьев у кустарников). Живыми остаются только почки» (Беспалова и Борисова, 1963 : 1279).

У некоторых травянистых многолетников обнаружена способность находиться в состоянии покоящихся подземных органов вегетативного возобновления нескольких периодов вегетации подряд (Владимиров, 1937; Воронов, 1943; Куренцова, 1946; Работнов, 1950, 1956, 1964; Weaver, 1954; Смирнов, 1956, и др.). Подобный покой, видимо, следует именовать многолетним.

Согласно Т. А. Работнову (1950), способность к переходу в состояние покоя наиболее «выражена у растений местообитаний, характеризующихся неустойчивостью своих режимов» (стр. 118). Наглядным примером, подтверждающим это положение, может служить поведение растений в Барабинской лесостепи, которая отличается резко выраженной сезонной и особенно многолетней изменчивостью эколого-ценотических режимов произрастания (Куркин, 1952, 1957, 1964а, 1965, 1966, 1967, 1968; Куркин и Стебаев, 1959; Вагина 1961, 1962, и др.).

Наиболее резкие сезонные колебания увлажнения в Барабинской лесостепи свойственны высокостолбчатым солонцам, там, где в целинном травостое преобладает типчак *Festuca sulcata* (Hack.) Nym. На участке остепненно-солонцового луга этого типа в течение засушливого периода 1951 года нами проводились наблюдения над динамикой увядания, усыхания и отрастания заэтикетированных особей основных компонентов травостоя в сочетании с синхронными определениями послойного содержания доступной влаги в почве, а также уровня почвенно-грунтовых вод (табл. 1). Засушливыми были все 5 месяцев вегетационного периода (с мая по сентябрь включительно), но дважды наступали кратковременные периоды прохладной погоды с осадками: в конце июня и в конце июля—начале августа (см. рисунок).

Наблюдения показали, что такие глубокостержнекорневые виды, как *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze, вегетировали на протяжении всего лета 1951 года, не имея каких-либо признаков увядания и усыхания (табл. 1). Напротив, у более мелкоукореняющихся видов (омброфитов и трихогидрофитов) уже к середине июня наблюдалось явное подсыхание листьев. Наиболее полным оно было у типчака[1] (табл. 1). Однако конусы нарастания с листовыми зачатками, скрытые во влагалищах засохших листьев, остались у него зелеными. За счет роста этих листовых зачатков в конце июля (при наступлении прохладной погоды с осадками) типчак возобновил вегетацию. Возврат засушливых условий в августе—сентябре вызвал у него лишь едва заметное подсыхание листьев (табл. 1). Условия лета 1951 года в целом были, видимо, для типчака неблагоприятными, поскольку в последующие годы процент его покрытия снизился (табл. 2). Совершенно иным было последействие на типчак засушливого периода 1955 года, который продолжался непрерывно с мая по июль включительно. Лишь в августе произошло постепенное ослабление атмосферной засухи, завершившееся обильными осадками в сентябре. При этом типчак в состоянии покоя находился бóльшую часть лета. Отрос он лишь в августе, но зато пышно вегетировал весь сентябрь и в следующем (1956) году получил полное преобладание в ценозе (табл. 2).

У *Poa angustifolia* L. реакция на изменения гидротермического режима по сравнению с типчаком более замедленна. Так, в засушливые периоды 1951 года усыхание его вегетативных побегов шло более медленно[2]

---

[1] Для типчака, как известно, характерны быстрота морфофизиологических реакций на изменения гидротермического режима (Ян Бао-чжень, 1959; Свешникова, 1963; Лавренко и Свешникова, 1965) и кратковременный покой в периоды летних засух (Ларин, 1950. и др.).

[2] По данным Лауде (Laude, 1953) и Ю. С. Григорьева (1959, 1962), еще более медленным усыханием листьев при переходе в состояние вынужденного летнего покоя характеризуется *Dactylis glomerata* L.

ТАБЛИЦА 1

Динамика увядания, подсыхания и отрастания вегетативных побегов основных компонентов волоснецово-типчакового ценоза в связи с синхронной динамикой водного режима почвы (луговой высокостолбчатый солонец) в 1951 году

А. Динамика увядания, усыхания и отрастания вегетативных побегов

Компоненты ценоза	18 V	17 VI	9 VII	14 VIII	20 IX
Elymus salsuginosus Turcz.	Признаков усыхания или увядания нет	У части побегов окончания листьев подсохли на протяжении 1—4 см	Признаков усыхания или увядания нет	Увядание побегов	Нижние листья побегов свернулись и засохли
Festuca sulcata (Hack.) Nym.	То же	Листовые пластинки наполовину усохли (сохранили зеленую окраску лишь ближе к своему основанию)	Полное усыхание листовых пластинок (полное «выгорание»)	Отросшие в начале августа молодые зеленые листья приобрели синевато-сизоватую окраску	Без существенных изменений
Hordeum brevisubulatum (Triu.) Link	» »	Увядание листовых пластинок	Подсыхание листовых пластинок	Побеги имеют лишь по одному зеленому листу (остальные засохли)	То же
Phragmites communis Trin.	» »	Признаков усыхания нет	Признаков усыхания нет	Признаков усыхания нет	Побеги засохли
Poa angustifolia L.	» »	Усыхание листьев	Без существенных изменений	У побегов 1—2 нижних листа сухие, а верхние зеленые (видимо, отросли после осадков)	Без существенных изменений
Carex praecox Schreb.	» »	Листовые пластинки вдоль свернуты, окончания их усыхают	То же	Побеги 20 см высоты с подсохшими нижними и молодыми зелеными верхними листьями	Листовые пластинки почти засохли (зеленая окраска у них сохранилась лишь ближе к основанию)
Achillea millefolium L.	» »	У розеток нижние листья усохли, верхние — увядают	Листья розеток увядают, свертываются, засыхают	Появление в полуусохших розетках молодых зеленых листьев и появление новых розеток	Увядание листьев (второй генерации) в розетках
Artemisia laciniata Willd.	» »	Усыхание нижних листьев	У розеток легкое увядание верхних и полное усыхание нижних листьев	Без существенных изменений	Без существенных изменений

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Компоненты ценоза	18 V	17 VI	9 VII	14 VIII	20 IX
Galatella biflora (L.) Nees	Признаков усыхания или увядания нет	У побегов 3—4 нижние листа засохли, остальные (22—26) увядают	Увядание и скручивание листьев	Стебли снизу голые почти до половины вследствие опадения засохших нижних листьев	У части побегов верхушечные листья еще сохраняют признаки жизни (зеленовато-желтые), а остальные — бурые, сухие, крошатся. Часть побегов полностью засохла
Limonium gmelinii (Willd.) Kuntze	То же	Признаков усыхания или увядания нет	Признаков усыхания или увядания нет	Признаков увядания или усыхания нет	Листья желто-красные, но у основания еще зеленые

Б. Динамика послойного содержания доступной влаги в почве (в весовых процентах)

Глубина, см	15 V	12 VI	30 VI	23 VII	16 VIII	3 IX	13 IX
0—3	9	0 (—8)[1]	38	0 (—6)	0 (—0.5)	0 (—5.5)	0
3—17	25	5	3	0.5	3	0 (—3)	0
17—30	14	13	5.5	5.5	8	0 (—1)	0
30—45	18	—	14	10	10	—	1
45—60	—	17	12	11	—	2	0.5

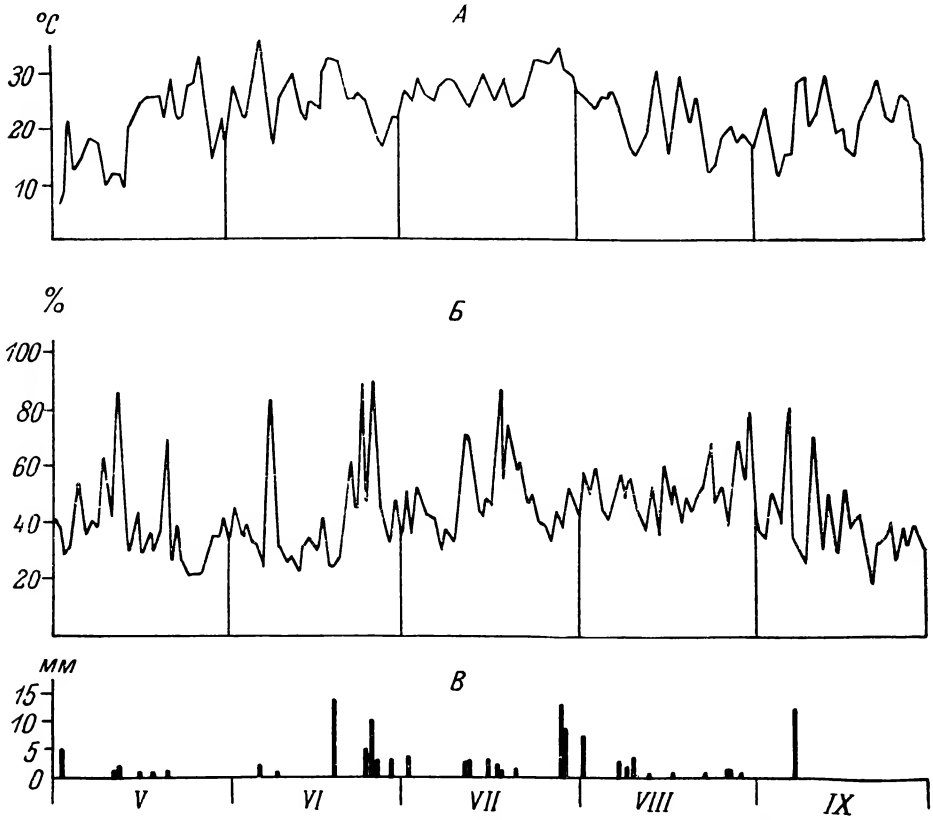
В. Динамика уровня почвенно-грунтовых вод (в сантиметрах от поверхности почвы)

—	117	146	178	200

---

[1] Отрицательные числа в скобках показывают, на сколько весовых процентов влажность почвы ниже влажности завядания.

(табл. 1). Однако и у *P. angustifolia* усыхание листьев, видимо, также отражало в основном переход в состояние полупокоя, а не гибель, поскольку после засушливых лет он вновь появился (в 1954 г.) в большом обилии (табл. 2). Аналогичным было поведение и *Carex praecox* Schreb. (табл. 1). Однако после трех засушливых лет она здесь (на высокостолбчатом солонце) в благоприятном 1954 году сильно разрослась, и это, видимо, снизило ее способность своевременно реагировать на воздействие засушливых условий: в 1955 году она исчезла из травостоя (табл. 2).



Динамика метеорологических условий в периоды засухи 1951 года.

А — дневные максимумы температуры; *Б* — относительная влажность воздуха; *В* — осадки.

Характерно, что у всех видов, переходящих под воздействием засушливых условий в состояние полупокоя, подсыхание начинается с нижних листьев, тогда как верхние остаются зелеными, а если и подсыхают, то в последнюю очередь. Это хорошо видно на примере *Poa angustifolia*, *Hordeum brevisubulatum*, *Carex praecox*, *Achillea millefolium*, *Artemisia laciniata*, *Galatella biflora* (табл. 1).[1] Особенно наглядно эта особенность проявляется у *Galatella biflora*, у ее безрозеточных многолистных побегов под воздействием засухи подсыхают и опадают сначала нижние, а затем и средние листья, оголяя нижнюю половину стебля. Однако верхние листья и особенно верхушечные, скученные вокруг точки роста, при этом сохраняют жизнеспособность и по мере ослабления засухи возобновляют рост[2] (табл. 1 и 3).

Факт большей засухоустойчивости у ксерофитов верхних листьев (и верхушечных меристем) по сравнению с нижними листьями отмечался многими авторами (Arvidson, 1951; Максимов, 1952; Колпиков,

---

[1] Эта особенность нашла также отражение в вышецитированном определении полупокоя, данном З. Г. Беспаловой и И. В. Борисовой (1963).

[2] Аналогичная форма летнего полупокоя в периоды засух отмечена А. П. Федосеевым (1964) у *Artemisia austriaca* Jacq.

ТАБЛИЦА 2

Многолетняя динамика обилия и покрытия побегов основных компонентов травостоя волоснецово-типчакового луга в связи с синхронной динамикой водного режима почвы (луговой высокостолбчатый солонец)

А. Обилие и покрытие (обилие/процент покрытия) побегов

Компоненты травостоя	1951 г. (14 VIII)	1952 г. (29 VII)	1953 г. (30 VII)	1954 г. (1 VIII)	1955 г. (14 VIII)	1956 г. (13 VIII)
Elymus salsuginosus Turcz.	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{15}$	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{4}$	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{8}$	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{8}$	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{10}$	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{22.5}$
Festuca sulcata (Hack.) Nym.	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{12.5}$	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{4}$	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{5}$	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{20}$	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{3.6}$	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{32.5}$
Hordeum brevisubulatum (Trin.) Link	$\dfrac{\text{cop.}_{2-3}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{sol.}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{sol.}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{sp.}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{cop.}_{1}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{cop.}_{1-2}}{\text{—}}$
Phragmites communis Trin.	$\dfrac{\text{sol.}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{sp.}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{—}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{sol. — sp.}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{—}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{—}}{\text{—}}$
Poa angustifolia L.	$\dfrac{\text{cop.}_{1-2}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{sp.—cop.}_{1}}{\text{—}}$	—	$\dfrac{\text{cop.}_{2-3}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{sol.}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{cop.}_{1}}{\text{—}}$
Carex praecox Schreb.	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{5}$	$\dfrac{\text{cop.}_{2}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{cop.}_{2-3}}{1.5}$	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{17.5}$	$\dfrac{\text{—}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{—}}{\text{—}}$
Achillea millefolium L.	$\dfrac{\text{cop.}_{2-3}}{1}$	$\dfrac{\text{cop.}_{3}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{cop.}_{2}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{cop.}_{2-3}}{3}$	$\dfrac{\text{—}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{cop.}_{1}}{0.2}$
Artemisia laciniata Willd.	$\dfrac{\text{sp.—cop.}_{1}}{0.5}$	$\dfrac{\text{rr}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{—}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{sp.—cop.}_{1}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{—}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{sol.}}{\text{—}}$
Galatella biflora (L.) Nees	$\dfrac{\text{cop.}_{2}}{1}$	$\dfrac{\text{cop.}_{2-3}}{1}$	$\dfrac{\text{cop.}_{2-3}}{1}$	$\dfrac{\text{cop.}_{2-3}}{3}$	$\dfrac{\text{sol. — sp.}}{0}$	$\dfrac{\text{sol. — sp.}}{0}$
Limonium gmelinii (Willd.) Kuntze	$\dfrac{\text{rr}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{rr}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{—}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{rr}}{\text{—}}$	$\dfrac{\text{sp.}}{0.1}$	$\dfrac{\text{sp.}}{\text{—}}$

Б. Послойное содержание доступной влаги в почве (в весовых процентах)

Глубина, см	1951 г. (23 VII)	1952 г. (28 VII)	1953 г.	1954 г. (29 VII)	1955 г. (1 VIII)	1956 г. (29 VII)
0—5 (4)	0	0	—	11	6	29
5—20 (17)	0	0	—	4	0	6
20—30	2	0	—	7	5	7
30—40	—	0	—			
40—60	9	3	—	—	0	4
60—80	—	—	—	—	0	0
80—100	—	1	—	—	—	0.5
100—120	—	1	—	—	—	—

В. Уровень почвенно-грунтовых вод (в сантиметрах от поверхности почвы)

	1951 г.	1952 г.	1953 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.
	162	—	—	—	213	183

1956; Библь, 1965; Генкель и Пронина, 1968, и др.). Указывалось также, что во время засух эти исходные различия засухоустойчивости листьев разных ярусов резко возрастают. Так, по Н. А. Максимову (1952), при быстро нарастающей атмосферной засухе верхние листья оттягивают воду у нижних, ускоряя их усыхание. Арвидсон (1951) показал, что при усыхании нижних листьев продукты распада передвигаются из них в верхние более молодые листья, которые, таким образом, отсасывают из старых не только воду, но и растворенные вещества. При этом имеющиеся уже различия в сосущей силе между более старыми и более молодыми листьями еще более увеличиваются (Библь, 1965). В целом процесс усыхания нижних листьев рассматривается как их старение, ускоряющееся под воздействием дефицита водоснабжения (Скрипчинский и др., 1951; Колпиков, 1956; Библь, 1965, и др.).

Наблюдения за динамикой увядания, усыхания и отрастания травянистых растений в засушливые периоды 1951 года, сопряженные с изучением водного режима почвы, проводились также на участке с луговой карбонатной слабо солонцеватой почвой, где в травостое преобладала коротконожка перистая *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. В этих условиях у мелкоукореняющихся трав, обладающих способностью «уходить» от засухи (*Carex praecox, Achillea millefolium*), начало усыхания листьев было отмечено уже в конце мая (табл. 3, А). Видимо, оно было вызвано атмосферной засухой, ибо запасы доступной растениям влаги в это время были весьма велики даже в самых верхних горизонтах почвы (табл. 3, Б). У мезофильных мелкоукореняющихся трав (например, у преобладающей в травостое коротконожки перистой) в это время какие-либо признаки усыхания (или подвядания) листьев еще отсутствовали. Это говорит о том, что для видов трав, «уходящих» от почвенной засухи, предшествующая ей атмосферная засуха явилась своеобразным предупредительным сигналом, в ответ на который корневые системы трав ослабили подачу воды листьям. Подобные физиологические реакции растений В. Ф. Альтергот и др. (1966) и И. А. Куперман (1966) рассматривают, с одной стороны, в плане конкурентных отношений между надземной и подземной частями растений, а с другой — как проявление обусловленных определенными сигналами регуляций с отрицательной обратной связью.

В засушливые периоды 1951 года у *Carex praecox, Achillea millefolium* и *Galatella biflora* явления усыхания листьев в период атмосферной засухи и отрастания новых листьев после выпадения осадков были выражены здесь (на луговой слабо солонцеватой почве) менее резко, чем на высокостолбчатом солонце. Это соответствовало менее резким колебаниям содержания доступной влаги в верхних горизонтах слабо солонцеватой почвы (ср. табл. 1, Б и табл. 3, Б).

Мезофильный неглубоко укореняющийся *Brachypodium pinnatum* в условиях атмосферной засухи конца мая казался даже более засухоустойчивым, чем вышеперечисленные ксеромезофилы (табл. 3, А).

Однако по мере того как атмосферная засуха стала дополняться почвенной, побеги его стали быстро усыхать. Уже к 17 VI часть побегов *Brachypodium* полностью засохла, а часть находилась в полузасохшем состоянии. При этом усыхание побегов начиналось с верхних листьев и точек роста, тогда как нижние листья еще некоторое время продолжали вегетировать (табл. 3, А). Такой ход усыхания под воздействием засушливых условий можно считать типичным для мезофильных трав. Он, видимо, связан с тем, что у них при наступлении атмосферной засухи ток воды от корней к побегам не уменьшается, а, наоборот, увеличивается (Рахманина, 1962). Это стимулирует рост побегов и в условиях нарастающей почвенной засухи приводит к их «запалу» и гибели.[1]

После выпадения осадков в конце июня у *Brachypodium* появились новые молодые побеги. Возвраты засухи в июле, августе и сентябре вызвали сначала «запал», а затем полную гибель и этой «аварийной» генерации побегов (табл. 3, А).

Последующие наблюдения показали, что массовое «выгорание» в засушливые периоды 1951 года побегов *Carex praecox, Achillea millefolium* и *Galatella biflora* существенно не отразилось на их обилии в 1952—1956 гг. (табл. 2, А). Напротив, «запал» в 1951 году сначала весенних, а затем летних побегов *Brachypodium pinnatum* имел следствием его почти полное исчезновение из травостоя в 1952—1956 гг. (табл. 4, А). «Запал» побегов в засуху 1951 года и связанное с этим резкое уменьшение обилия в последующие годы имели место также у *Festuca rubra, Plantago media, Vicia cracca* и некоторых других мезофильных трав.

---

[1] Под «запалом» понимается усыхание, начинающееся с точек роста, а также верхних листьев и приводящее к полной гибели побегов. В противоположность запалу «выгоранием» целесообразно называть усыхание, вызывающее не гибель побегов, а переход их в состояние покоя и соответственно идущее от нижних листьев к верхним.

У *Inula salicina* L. в начале лета 1951 года также произошла гибель верхних листьев и точек роста побегов. Однако причиной этого явилась не засуха, а повреждение тлями. Тем не менее дальнейшая реакция поврежденных побегов этого вида на засуху была аналогична таковой у *Brachypodium pinnatum*: отмирание верхушек побегов способствовало пробуждению спящих пазушных почек. После выпадения осадков они развились в карликовые боковые ветки, которые также погибли в летне-осенний засушливый период (табл. 3, А). В последующие годы произошло сильное изреживание *Inula salicina* (табл. 4, А).

Festuca rubra на солонцеватых удаленных от колков («межколковых») лугах под воздействием засушливых условий 1951 и 1952 гг. почти полностью погибла. По крайней мере она полностью отсутствовала на этих лугах с 1953 по 1957 год и появилась лишь в 1958 году, притом в ничтожном обилии (табл. 5).

Как показывают данные табл. 5, на лугах, расположенных вокруг заболоченных колков («приколковых») и в связи с этим ежегодно весной дополнительно увлажняемых (за счет таяния снега, скапливающегося за зиму в колках), многолетняя динамика популяций *Festuca rubra* была иной: под воздействием засушливых условий 1951 и 1952 гг. она лишь изредилась, но в 1953 г. подверглась массовому повреждению размножившимися сибирскими саранчовыми из родов Chorthippus, Omocestus и др. (Куркин и Стебаев, 1959). При этом саранчовые в течение всего лета 1953 года повреждали не только побеги, но и трогавшиеся в рост почки. После этого в 1954 г., несмотря на относительно благоприятные условия, *F. rubra* на пробных площадках здесь не была обнаружена даже при самых тщательных осмотрах. Отсутствовала она также в засушливых условиях 1955 г. Однако в 1956 г. после обильных осадков она вновь появилась, а в следующем, также обильном осадками 1957 г. отросла в таком же обилии, какое она имела в 1952 г. (т. е. перед повреждением саранчовыми). При этом раскопки показали, что все появившиеся в 1957 г. побеги отросли от старых,[1] но живых корневищ. Все это дает основание рассматривать массовое появление в 1956—1957 гг. побегов *F. rubra* как выход ее из состояния многолетнего покоя. Можно далее предположить, что причиной этого многолетнего покоя явилось уничтожение в 1953 г. саранчовыми всех трогавшихся в рост побегов и почек. В том, что покой у травянистых растений может обусловливаться повреждением почек, убеждает пример женьшеня. По исследованиям Г. З. Куренцовой (1946), у женьшеня повреждение корневой шейки с единственной почкой возобновления вызывает переход растений в состояние 2-, 3-летнего покоя, в период которого они формируют одну-две новых придаточных почки.[2]

Для выхода из состояния покоя, вызванного многократным повреждением в течение лета 1953 г. всех трогавшихся в рост почек, т. е. для формирования в узлах кущения оставшихся живыми новых почек *Festuca rubra*, видимо, требовались особые стимулирующие воздействия, роль которых, судя по всему, сыграли обильные осадки 1956—1957 гг. Сильное стимулирующее воздействие обильных осадков на выход трав из

---

[1] Корневища, от которых в 1957 г. отросли побеги *Festuca rubra*, имели почерневшие (полуистлевшие) от времени чешуевидные листья.

[2] Нечто аналогичное, судя по описанию, наблюдала в степных условиях Т. К. Гордеева (1959). «Больше всего от постоянного скусывания полевок, — отмечает она, — пострадала люцерна (*Medicago romanica*), почти начисто уничтоженная в 1954 и 1955 гг...» «Тырсоковыльно-люцерновая ассоциация превратилась в чисто тырсоковыльную (без люцерны). Только в 1956 г. началось отрастание люцерны, и к 1958 г. в некоторых западинах она уже нормально развивалась».

ТАБЛИЦА 3

Динамика увядания, усыхания и отрастания вегетативных побегов основных компонентов коротконожкового ценоза в связи с синхронной динамикой водного режима почвы (луговой карбонатной слабо солонцеватой) в 1951 году

А. Динамика увядания, усыхания и отрастания вегетативных побегов

Компоненты ценоза	29 V	17 VI	8 VII	7 VIII	20 IX
Brachypodium pinnatum (L.) Beauv.	Признаков усыхания или увядания нет	Часть побегов засохла, у остальных верхние листовые пластинки (и конусы нарастания) засохли, а нижние — подсыхают (желтеют окончания и края)	Появление после дождей в конце июня новых вегетативных побегов	У всех побегов погибли верхние листья и конусы нарастания	Почти полное усыхание
Calamagrostis epigeios Roth	То же	У части побегов подсохли окончания листовых пластинок	Признаков увядания и подсыхания нет	Без изменений	Без изменений
Elymus salsuginosus Turcz.	» »	У части побегов желтеют окончания нижних листовых пластинок	Без изменений	—	Пожелтение и подсыхание нижних листовых пластинок
Carex praecox Schreb.	Пожелтение окончаний листовых пластинок	Подсыхание (пожелтение) нижних листьев	У большинства побегов подсохли (пожелтели) 3—4 нижних листа, а самые верхние — зеленые. Часть побегов полностью засохла	Без изменений. Единично появление новых побегов (из узлов кущения усохших)	Листья побегов зеленые лишь у оснований
Vicia cracca L.	Признаков усыхания или увядания нет	Увядание и усыхание как листьев, так и побегов в целом	Полная гибель большей части побегов, уцелевшие побеги развивают новые листья	Появление после дождей новых «карликовых» (3—5 см высоты) побегов	Полное усыхание
Galatella biflora (L.) Nees	То же	У побегов самые нижние (2—4) листья засохли (побурели), средние листья увядают	Увядание окончаний листьев	Средние листья (или их окончания) подсохли, верхние вегетируют	Почти полное усыхание

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Компоненты ценоза	29 V	17 VI	8 VII	7 VIII	20 IX
Inula salicina L.	Признаков усыхания или увядания нет	Верхние части побегов повреждены тлями, нижние листья подсохли	Верхние части побегов засохли, средние листья увядают и усыхают	В пазухах усохших листьев появились карликовые боковые побеги	Почти полное усыхание
Achillea millefolium L.	Усыхание верхней части листьев	Увядание и подсыхание (скручивание) листьев	У части розеток засохли все листья, у большинства розеток подсохли лишь нижние листья, а верхние (1—2) зеленые	Почти полное усыхание	Без изменений
Artemisia laciniata Willd.	Признаков усыхания или увядания нет	Без изменений	Увядание листьев	Усыхание листьев	У основания засохших генеративных побегов появились зачатки вегетирующих розеток
Peucedanum salinum Pall.	То же	То же	Без изменений	Без изменений	Усыхание листьев
Plantago media L.	Признаков усыхания нет	Полное увядание розеточных листьев и цветоносов	Ожившие после дождей розетки и цветоносы снова увядают	Появление молодых листьев и цветоносов вместо усохших	Усыхание второй «генерации» листьев и цветоносов

Б. Динамика послойного содержания доступной влаги в почве (в весовых процентах)

Глубина, см	16 V	12 VI	30 VI	23 VII	16 VIII	3 IX	13 IX
0—8	53	3	43	5	15	0 (—4)[1]	0
8—20	26	9	10	0	6	0 (—1)	0 (—4)
20—40	12	10	14	5	1	2	0
40—60	—	11	10	10	7	3	0
80—100	—	—	—	—	—	—	0

В. Динамика уровня почвенно-грунтовых вод (в сантиметрах от поверхности почвы)

95	120	145	177	200

---

[1] Отрицательные числа в скобках показывают, на сколько весовых процентов влажность почвы ниже влажности завядания.

ТАБЛИЦА 4

Многолетняя динамика обилия и покрытия побегов основных компонентов травостоя коротконожково-солонечникового луга в связи с синхронной динамикой водного режима почвы (луговая карбонатная слабосолонцеватая)

А. Обилие и покрытие (обилие/процент покрытия) побегов

Компоненты травостоя	1951 г. (7 VIII)	1952 г. (27 VII)	1953 г. (31 VII)	1954 г. (27 VII)	1955 г. (4 VIII)	1956 г. (11 VIII)
Brachypodium pinnatum (L.) Beauv.	cop.$_3$ / 10	rr. — cop.$_2$ / —	sol. / —	sol. — sp. / —	— / —	— / —
Calamagrostis epigeios Roth	cop.$_{2-3}$ / 2.5	cop.$_2$ / 1	cop.$_{2-3}$ / 3	cop.$_3$ / 5	cop.$_{2-3}$ / 0.7	cop.$_{2-3}$ / 2.5
Elymus salsuginosus Turcz.	cop.$_{2-3}$ / 1.5	cop.$_3$ / 15	cop.$_3$ / 4	cop.$_3$ / 4	cop.$_{2-3}$ / 2.5	cop.$_3$ / 13
Carex praecox Schreb.	cop.$_{2-3}$ / —	cop.$_{2-3}$ / —	cop.$_{2-3}$ / —	cop.$_3$ / 2.5	sp. — cop.$_1$ (+cop.$_3$ — усохш.) / —	cop.$_3$ / 2.5
Vicia cracca L.	rr. / —	un. / —	—	rr. / —	rr. / —	sol. / —
Achillea millefolium L.	cop.$_2$ / 0.5	cop.$_2$ / —	cop.$_{1-2}$ / 0.5	cop.$_2$ / 1	rr. (+cop.$_1$ — усохш.) / —	cop.$_1$ / 0.4
Artemisia laciniata Willd.	cop.$_{2-3}$ / 3	cop.$_3$ / 2	cop.$_{2-3}$ / 10	cop.$_2$ (+cop.$_3$ — юв.) / 3	cop.$_2$ / 2	cop.$_{2-3}$ / 2.5
Galatella biflora (L.) Nees	cop.$_{2-3}$ / 10	cop.$_{2-3}$ / 10	cop.$_3$ / 15	cop.$_3$ (+cop.$_{2-3}$ — юв.) / 55	cop.$_{1-2}$ (cop.$_3$ — усохш.) / 3.5	cop.$_3$ / 30
Inula salicina L.	cop.$_{1-2}$ / —	sol. — sp. / —	sp. — cop.$_1$ / —	sp. — sol. / —	rr. — sol. / —	rr. — sol. / —
Peucedanum salinum Pall.	sol. — sp. / —	rr. / —	rr. / —	un. — rr. / —	rr. — sol. / —	— / —
Plantago media L.	sol. / —	un. / —	un. / —	rr. / —	— / —	un. — rr. / —

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Б. Послойное содержание доступной влаги в почве (в весовых процентах)

Глубина, см	1951 г. (23 VII)	1952 г. 28 VII)	1953 г.	1954 г. (29 VII)	1955 г. (1 VIII)	1956 г. (29 VIII)
0—(8) 5	6	7	—	23	1	59
(8) 5—20	0	0	—	6	6	11
20—40	6	0	—	11	6	9
40—60	11	2	—	11	4	11
60—80	—	—	—	5	1	3
80—100	—	1	—	3	1	2

В. Уровень почвенно-грунтовых вод (в сантиметрах от поверхности почвы)

162	—	—	—	211	142

ТАБЛИЦА 5

Многолетняя динамика обилия *Festuca rubra* L. в 1951—1959 гг. на «межколковых» и более увлажненных «приколковых» лугах

Типы лугов	Показатели участия *Festuca rubra* в травостое	Годы								
		1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959
Межколковый	Покрытие (в %)	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	Обилие общее	cop.$_3$	cop.$_2$	—	—	—	—	—	rr.	sol.
	Обилие генеративных побегов	sp.	—	—	—	—	—	—	un.	—
Приколковый	Покрытие (в %)	20	12	—	—	—	0.5	12	30	40
	Обилие общее	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_2$	—	—	cop.$_{2-3}$	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_3$
	Обилие генеративных побегов	sp.	rr.	—	—	—	—	sp.—cop.$_1$	cop.$_2$	cop.$_{2-3}$

состояния многолетнего покоя[1] установил Уивер (Weaver, 1954) в прериях США. По его наблюдениям, кусты *Andropogon gerardii* Vitm., являющегося эдификатором, под воздействием «великой засухи» 1933—1939 гг. перешли в состояние многолетнего покоя, из которого их вывели лишь необычайно обильные осадки в 1942 г.

Многолетняя изменчивость водно-солевого режима почв в условиях Барабинской лесостепи наиболее резко выражена на болотно-солончаковых лугах лиманного типа. Именно на этих лугах и отмечается концентрация видов с выраженной способностью к многолетнему покою. Особенно резко эта способность выражена здесь у *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla. Так, на стационарных площадках он отсутствовал в течение засушливых 1950—1955 гг. и далее вплоть до 1958 г., когда сразу появились его хорошо развитые генеративные побеги (видимо, под воздействием затопления в августе предшествующего 1957 г.). Аналогичные данные о длительности покоя *Bolboschoenus* приводит А. Г. Воронов (1943). Внезапное появление в обильные осадками годы ассоциаций с *Bolboschoenus*, отмеченное на лиманах Заволжья (Левина, 1956) и в приозерных понижениях Хакассии (Самойлова, 1952), видимо, связано с массовым выходом из состояния многолетнего покоя его спящих клубней.

Способностью к переходу в состояние многолетнего покоя обладает и основной эдификатор болотно-солончаковых лугов — *Alopecurus ventricosus* Pers. В годы переувлажнения он образует на болотно-солончаковых лугах почти чистые высокие травостои с массой генеративных побегов, а в засушливые — сильно изреживается или совсем исчезает из травостоя на несколько лет (Куркин, 1957; Акимцева, 1958; Гордеева, 1962; Вагина, 1962, и др.). Так, по нашим наблюдениям и учетам на стационарных площадках, сильное изреживание этого вида произошло в первый же сухой 1950 год, когда благодаря подтягиванию солей из близких почвенно-грунтовых вод в верхние горизонты почвы концентрация солей в них резко возросла. В 1952 и 1953 гг. *A. ventricosus* в травостоях фактически отсутствовал (табл. 6). Под косвенным воздействием осадков в 1953—1954 гг., увлажнивших и опреснивших верхние горизонты почвы, он вновь появился в 1954 г. (табл. 6). Однако массовое его отрастание произошло после переувлажнения почвы осадками в 1956—1957 гг.[2]

ТАБЛИЦА 6

Многолетняя динамика обилия *Alopecurus ventricosus* Pers. на болотно-солончаковых лугах

Показатели участия *Alopecurus ventricasus* в травостое	Годы											
	1958	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960
Покрытие (в %) . . .	30	1.5	0.5	—	—	0.5	4	15	22	45	34	21
Обилие общее	cop.$_{3}$	cop.$_{1-2}$	sp.—cop.$_{1}$	un.	—	cop.$_{2}$	cop.$_{2-3}$	cop.$_{2-3}$	cop.$_{3}$	cop.$_{3}$	cop.$_{3}$	cop.$_{3}$
Обилие генеративных побегов	cop.$_{3}$	—	—	—	—	—	un.	cop.$_{1-2}$	cop.$_{2}$	cop.$_{3}$	cop.$_{1}$	cop.$_{2-3}$

Проведенные нами раскопки показали, что все вновь появлявшиеся (после нескольких лет отсутствия) побеги *A. ventricosus* отрастали от старых корневищ с темно-бурыми полуистлевшими чешуевидными листьями.

---

[1] Такое стимулирующее воздействие, видимо, связано с тем, что обильные осадки создают в почве условия временноизбыточного увлажнения. При этом в тканях растений накапливаются продукты анаэробного дыхания, которые являются сильными стимуляторами ростовых процессов (Сабинин, 1963; Туркова, 1963; Перк, 1966).

[2] Характерно, что засуха 1955 г. не вызвала нового изреживания *Alopecurus ventricosus* (см. табл. 6). Это, видимо, было связано с тем, что влияние засухи в 1955 г. на болотно-солончаковых лугах было ослаблено прогрессировавшим опреснением верхних горизонтов почвы.

Многолетняя динамика обилия на болотно-солончаковых лугах у *Juncus gerardii* Loisel. и *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Beauv. была сходна с таковой у *A. ventricosus*.

Азотный режим почв Барабинской лесостепи испытывает за многолетний период не менее резкие колебания, чем водный. Однако если улучшение режима влаги в почвах происходит в годы обилия осадков, то улучшение азотного режима, наоборот, стимулируется годами засух (Куркин, 1957, 1964б) в связи с повышением в эти годы энергии почвенной нитрификации и ослаблением потребления азота травами. Улучшение режима азота в почвах сопровождается увеличением обилия в ценозах нитрофилов и пышным развитием последних (Куркин, 1957, 1963, 1964б; Куркин и Тихоненко, 1958). В годы ухудшения азотного режима обилие нитрофилов уменьшается и они представлены угнетенными особями (Куркин, 1957, 1963, 1964б). Некоторые нитратофилы реагируют на обострение конкуренции за азот крайне резко. Так, *Sonchus arvensis* var. *uliginosus* (M. B.) Trautv. в 1954 г., когда конкуренция за азот резко возросла, очень резко уменьшил свое обилие и покрытие, но не исчез совсем: в течение последующих лет, когда конкуренция за азот еще более обострилась, его единичные розетки продолжали ежегодно появляться в травостое. Поведение этого вида весьма сходно с поведением корнеотпрысковых сорняков — *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Convolvulus arvensis* L. и *Mulgedium tataricum* DC. на степных залежах. По исследованиям Б. М. Смирнова (1956), в почве залежей в течение десятков лет сохраняется огромная масса жизнеспособных корневых отпрысков этих сорняков. При этом в травостое залежей ежегодно появляется лишь незначительное число их вегетирующих розеток; каждая вегетативная особь отрастает и дает розетку далеко не каждый год. Однако после распашки залежей, сопровождающейся накоплением в почве доступного азота (нитратов), все покоящиеся особи пробуждаются, взрывообразно засоряя посевы[1] (Смирнов, 1956). Исходя из вышеизложенного, есть основание полагать, что и корневые отпрыски *Sonchus arvensis* обладают такой же способностью переходить в состояние многолетнего покоя в условиях напряженной конкуренции за азот. В пользу этого говорит и поведение этого вида на залежах: при переходе от бурьянистой стадии к пырейной осот катастрофически быстро изреживается, но полностью не исчезает, а при распашке даже старых пырейно-мятликовых залежей иногда в первый же год образует почти чистые заросли (Куркин, 1957, 1963).

Различают два основных типа покоя: вынужденный и органический (Перетолчин, 1904, — цит. по: Серебряков, 1959; Зозулин, 1949; Максимов, 1958; Серебряков, 1959; Новиков, 1961; Генкель, 1962; Каримов, 1964; Перк, 1966, и др.). Вынужденный покой вызывается и поддерживается непосредственным воздействием неблагоприятных условий. Условиями наступления вынужденного летнего покоя чаще всего является недостаток почвенной влаги и нитратов. Это связано с тем, что и недостаток влаги, и недостаток доступного азота вызывают у растений задержку деления клеток и особенно их растяжения (Цельникер, 1963; Штернберг, 1963; Сатарова, Творус, 1964; Перк, 1966, и др.).

Органический покой с воздействием неблагоприятных условий непосредственно не связан, ибо начинается обычно заблаговременно — до их наступления (Серебряков, 1959; Перк, 1966). Основным сигналом к переходу растений в состояние органического покоя обычно служит такой строго периодичный и не зависимый от условий года фактор, как изменение длины светового дня (Garner a. Allard, 1923, — цит. по: Laude, 1953; Laude, 1953; Серебряков, 1966; Хильми, 1966). Растения, находящиеся в состоянии органического покоя, даже при перенесении их в благоприятные условия (см. Зозулин, 1949; Серебряков, 1959; Новиков, 1961; Горышина, 1963; Перк, 1966) не возобновляют жизненные процессы. В связи с этим органический летний покой в известной мере ограничивает возможность растений реагировать соответственно складывающимся условиям. Поэтому травянистые растения с органическим летним покоем обычно встречаются там, где неблагоприятные условия во время теплого периода возникают ежегодно (затенение — в широколиственных лесах, отсутствие осадков — в пустынях и полусаваннах).

---

[1] Аналогично поведение *Chaerophyllum prescottii* DC., клубни которого дружно выходят из состояния многолетнего покоя при распашке лугов (Владимиров, 1937; Работнов, 1964).

На лугах неблагоприятные условия в летний период бывают не каждый год. Соответственно органический летний покой у трав на лугах встречается лишь в качестве исключения.[1] В частности, летний покой всех вышеописанных форм у трав Барабинской лесостепи, видимо, следует считать вынужденным, поскольку во всех случаях он отмечался не ежегодно и наступал вслед за воздействием неблагоприятных условий (не имевших притом строго ежегодной периодичности).

Как выше было показано, летний покой, вызванный неблагоприятными внешними воздействиями, может быть **кратковременным** и **многолетним**. Кратковременный летний покой (и полупокой) связан с переходом меристемы точек роста в состояние торможения. При этом покой наступает по мере ухудшения условий, а выход из состояния покоя — по мере их улучшения. Даже находясь в состоянии полного покоя, растения все время сохраняют способность реагировать на улучшение условий, поэтому подобный вынужденный покой целесообразно назвать лабильным.

Переход растений в состояние лабильного покоя вызывается значительным ухудшением условий, поэтому он должен опережать это ухудшение. Только в этом случае растения могут избежать губительного воздействия неблагоприятных условий[2] (Колпиков, 1956). Чем медленнее ухудшаются условия (например, увлажнения), тем легче растению своевременно подготовиться — перейти в состояние покоя (Пачоский, 1921; Работнов, 1950; Халин, 1963, и др.).

Скорость, с которой растения переходят в состояние вынужденного покоя, зависит не только от его биоэкологических особенностей, но и от условий произрастания в предшествующий покою период: чем лучше они были, тем медленнее растение переходит в состояние покоя (Колпиков, 1956; Серебряков, 1959; Новиков, 1961; Перк, 1966) и в связи с этим может погибнуть (так, например, погибла *Carex praecox* в засуху 1955 года после сильного разрастания ее в 1954 г.).

Переход организмов в состояние покоя связан не только с резким уменьшением интенсивности физиолого-биохимических процессов, но с изменением направления этих процессов (Мончадский, 1962), в частности у трав — с изменением характера связей между подземными и надземными органами. В период интенсивного роста между ними существует положительная обратная связь: по мере увеличения потребности побегов во влаге и в элементах питания корневая система усиливает их поставку побегам. В свою очередь увеличение в процессе роста ассимилирующей поверхности побегов обеспечивает поставку корневой системе все возрастающего количества пластических веществ, создавая, таким образом, условия для усиления деятельности и роста корневой системы. Напротив, в период перехода растения к состоянию покоя между его подземными и надземными органами устанавливается отрицательная связь. Так, в ответ на увеличение потребности побегов во влаге (в период наступающей засухи) корневая система травянистых растений, переходящих в состояние покоя, не увеличивает, а, наоборот, сокращает ее подачу побегам. Это приводит к «выгоранию» нижних листьев, а следовательно к ослаблению обратного потока — пластических веществ к корням, что в свою очередь ослабляет жизнедеятельность последних и т. п.

---

[1] Такое исключение представляет, например, распространенный на Окских лугах эфемероид *Ficaria stepporum* Smirn., который, по нашим данным, является реликтом дубрав, ранее покрывавших почти всю Окскую пойму.

[2] Сказанное является в сущности частной формулировкой принципа «опережающего отражения действительности», который постулирует формирование у живых организмов «подготовительных изменений для будущих событий» (Анохин, 1962). Подобные реакции закрепляются благодаря «полезности конечного эффекта» (Бернштейн, 1961; Анохин, 1962; Фролов, 1965).

Сигналом для такой внутренней перестройки обмена между органами растений в случае перехода их в состояние лабильного покоя служит само ухудшение условий. При этом, как показывают изложенные материалы, главное значение имеют не сами условия, а динамика (резкость, «градиент») их ухудшения. Так, например, в 1951 г. атмосферная засуха в конце мая, резко увеличив потребность побегов во влаге, явилась сигналом для перестройки связей между побегами и корневой системой: побеги начали подсыхать, хотя почва была еще обильно увлажнена.

При выходе из состояния лабильного покоя в растении вновь происходит перестройка характера связей между надземными и подземными органами, но уже в обратном направлении: отрицательная обратная связь сменяется положительной.

Многолетний покой, если он связан с повреждением точек роста, может иметь не лабильный, а «летаргический» характер: растения выходят из него лишь после особых стимулирующих воздействий (например, после сильного переувлажнения почвы).

Кроме покоя, распространяющегося на все растение, у вегетирующих многолетников почти всегда бывает «покой отдельных органов и тканей» (Метлицкий и Кораблева, 1965), который выражается в наличии у них спящих почек (Падеревская, 1963; Ляшенко, 1964). По своей природе он является одновременно и органическим, и вынужденным. Поддержание покоя спящих почек является функцией листового аппарата, а корневая система своей жизнедеятельностью оказывает на спящие почки противоположное воздействие (Штернберг, 1963). В связи с этим пробуждение спящих почек вызывается как улучшением почвенных условий, так и изменением коррелятивных факторов при удалении листьев.

У травянистых многолетников, вероятно, можно встретить все переходы от корреляционного (частичного) покоя к покою общему (органическому или вынужденному).

ЛИТЕРАТУРА

Акимцева З. С. (1958). Улучшение кормовых угодий. — Альтергот В. Ф., К. П. Волгина, А. Н. Новоселова, О. К. Севрова. (1966). Регуляторные механизмы формирования жароустойчивости растений. В сб.: Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости растений. — Анохин П. К. (1962). Опережающее отражение действительности. Вопросы философии, 7. — Бернштейн Н. А. (1961). Очередные проблемы физиологии активности. Проблемы кибернетики, 6. — Беспалова З. Г. и И. В. Борисова. (1963). Фенологические наблюдения в степных сообществах с учетом морфологии и биологии растений. Бот. журн., 48, 9. — Библь Р. (1965). Цитологические основы экологии растений. — Вагина Т. А. (1961). Луга Барабы. Автореф. диссерт. — Вагина Т. А. (1962). Луга Барабы, 1. — Владимиров И. Ф. (1937). *Chaerophyllum prescottii* как сорняк лесостепных районов Куйбышевского края и Оренбургской обл. Сов. бот., 1. — Воронов А. Г. (1943). О некоторых приспособлениях растений к изменению уровня озер. Бот. журн., 28, 5. — Генкель П. А. (1962). Физиология растений с основами микробиологии. — Генкель П. А., Е. З. Окнина. (1966). Значение состояния покоя для роста и морозоустойчивости растений. Уч. зап. Тартуск. гос. унив., 185. — Генкель П. А., Н. Д. Пронина. (1968). О причинах, обусловливающих способность пойкилоксерофитов выносить обезвоживание. Физиолог. раст., 15, 1. — Гордеева Т. К. (1959). Динамика естественной растительности в полупустыне. Бот. журн., 44, 9. — Гордеева Т. К. (1962). О динамике почвенно-растительных комплексов Прикаспия. Пробл. бот., VI. — Горышина Т. К. (1963). Экспериментально-экологический анализ сезонной ритмики ранневесенних дубравных эфемероидов. Бот. журн., 4, 11. — Григорьев Ю. С. (1959). О методе экологических исследований в связи с проблемой органической целесообразности. Бот. журн., 44, 11. — Григорьев Ю. С. (1962). Новые данные по экологии ежи сборной. Бот. журн., 47, 1. — Зозулин Г. М. (1949). Характер зимнего покоя некоторых многолетников Западно-Сибирской флоры. Научно-методич. записки, XII. — Каримов Х. Х. (1964). О зимней вегетации и летнем покое растений Таджикистана. — Колпиков Д. И. (1956). К вопросу о причинах преждевременного «выгорания» от засухи травостоев кормовых угодий в засушливых районах Ставрополья. В сб.: Матер. по изуч. Ставроп. края, 8. — Короткова Е. И. (1957). Динамика развития типчаково-ковыльной заповедной степи Аскания-Нова в связи с погодными условиями. Бот. журн., 42, 6. — Куперман И. А. (1966). О существовании у высших наземных растений системы с отрицательной обратной связью, регулирующей использование азота почвенного раствора. В сб.: Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений. Куренцова Г. З. (1946). Жень-шень. — Куркин К. А. (1952). Луга Барабы и их омоложение. Автореф. диссерт. — Куркин К. А. (1957). Луга Барабы и их улучшение. — Куркин К. А. (1963). Основные закономерности процесса трансформации лугов под воздействием неглубокой обработки дернины и почвы. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 68, 2. — Куркин К. А. (1964а). Цикл разногодичной изменчивости двух ценозов формации Hordeeta brevisubulati в условиях лесостепи Западной Сибири. Бюлл. МОИП, отд. биолог. 69, 4. — Куркин К. А. (1964б). Обилие и жизненное состояние нитратофильных растений как индикатор богатства почвы нитратами. Бот. журн., 49, 8. — Куркин К. А. (1965). О принципах естественной классификации луговых биогеоценозов. Бот. журн., 50, 11. — Куркин К. А. (1966). Факторы замкнутости луговых биогеоценозов. В сб.: Естественные кормовые угодья СССР. — Куркин К. А. (1967). Основные эколого-ценотические особенности эдификаторов торфянистых лугов (травяных болот) Барабинской лесостепи. Бот. журн., 52, 1. — Куркин К. А. (1968). Эдификаторы и ассектаторы настоящих лугов Барабинской лесостепи. Бюлл. МОИП, отд. биол., 73, 1. — Куркин К. А. и И. В. Стебаев. (1959). Вспышка массового размножения нестадных саранчовых в Барабе и ее влияние на луговую растительность. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 64, 1. — Куркин К. А. и Т. И. Тихоненко. (1958). Нитратофильные растения и критерии нитрафильности. Бот. журн., 43, 12. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР, II. — Лавренко Е. М., В. М. Свешникова. (1965). О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков. Журн. общ. биолог., 26, 3. — Ларин И. В. (1950). *Festuca sulcata* Hack. В кн.: Кормовые растения сенокосов и пастбищ., т. 1. — Левина Ф. Я. (1956). Растительность лиманов севера Волго-Уральского междуречья. В кн.: Природа и кормовые особенности растительности лиманов Волго-Уральского междуречья. — Ляшенко Н. И. (1964). Биология спящих почек. — Максимов Н. А. (1952). Избранные сочинения по засухоустойчивости и зимостойкости растений, I. — Максимов Н. А. (1958). Краткий курс физиологии растений. Изд. 9-е. — Метлицкий Л. В. и Н. П. Кораблева. (1965). Биохимия запасающих органов растений. — Мончадский А. С. (1962). Экологические факторы и принципы их классификации. Журн. общ. биолог., XXIII, 5. — Новиков В. А. (1961). Физиология растений. — Падеревская М. И. (1963). Об особенностях почек некоторых растений Стрелецкой степи. Бот. журн., 48, 2. — Пачоский И. К. (1917). Описание Херсонской губернии, II. Степи. — Пачоский И. К. (1921). Основы фитосоциологии. — Перк А. Я. (1966). О причинах и значении периода покоя у растений. Уч. зап. Тартуск. гос. унив., 185. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. Геоботаника, 6. — Работнов Т. А. (1956). О жизненном цикле борщевика сибирского (*Heracleum sibiricum* L.). Бюлл. МОИП, отд. биолог., 61, 2. — Работнов Т. А. (1964). К биологии монокарпичных многолетних луговых растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 69, 6. — Раменский Л. Г. (1925). Основные закономерности растительного покрова. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Рахманина К. П. (1962). Водный режим растений-эдификаторов некоторых типов субальпийской растительности. В сб.: Физиология травянистых растений. — Сабинин Д. А. (1963). Физиология развития растений. — Самойлова А. П. (1952). Галофитная растительность озерных депрессий Хакассии. Автореф. диссерт. — Сатарова Н. А., Е. К. Творус. (1964). Влияние высоких температур и засухи на нуклеиновый обмен у растений. В сб.: Биология нуклеинового обмена у растений. Матер. 2-й конф. — Свешникова В. М. (1962). О некоторых эколого-физиологических особенностях ковылей-эдификаторов степных фитоценозов. Пробл. бот., VI. — Свешникова В. М. (1963). Характер водного баланса у растений пустынно-степных сообществ. Бот. журн., 48, 3. — Серебряков И. Г. (1959). Период покоя у некоторых травянистых и древесных растений Подмосковья. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст., 100. — Серебряков И. Г. (1966). Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений. Бот. журн., 51, 7. — Скрипчинский В. В., Г. В. Брюхович и Л. Д. Максименко. (1951). Динамика отмирания вегетативных органов многолетних и однолетних злаков во время поспевания семян. ДАН СССР, 79, 6. — Смирнов Б. М. (1956). О периоде покоя у корнеотпрысковых сорняков. Агробиология, 3. — Туркова Н. С. (1963). Дыхание растений. — Федосеев А. П. (1964). Климат и пастбищные травы Казахстана. — Фролов И. Т. (1965). Очерки методологии биологического исследования. — Халин Т. А. (1963). Влияние режимов закаливания на морозоустойчивость кормовых злаков. Бот. журн., 48, 9. — Хильми Г. Ф. (1966). Основы физики биосферы. — Цельникер Ю. Л. (1963). О связи годичного цикла роста побегов у деревьев с содержанием нуклеиновых кислот и водным режимом точек роста. Физиолог. раст. 10, 3. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. — Штернберг М. Б. (1963). Коррелятивное торможение роста растений. Бот. журн., 48, 2. —

Ян Бао-чжень. (1959). Интенсивность транспирации некоторых видов грудницево-типчаково-ковылкового сообщества сухих степей центрального Казахстана. Бот. журн., 44, 12. — Arvidson I. (1951). Austrocknungs- und Dürreresistenzverhältnisse einiger Repräsentanten inländischer Pflanzenvereine nebst Bemerkungen über Wasserabsorption durch oberirdischen Organe. Oikos, Acta Oecolog. Scandinavica, 1. — Laude H. M. (1953). The Nature of summer dormancy in perennial grasses. Bot. Gaz., 114, 3. — Weaver J. E. (1954). A seventeen-year study of plant succession in prairia. Amer. Journ. Bot., 41, 1.

Мещерская зональная
опытно-мелиоративная станция
Всесоюзного научно-исследовательского института
гидротехники и мелиорации,
Пос. Солотча Рязанской области.

(Получено 20 VI 1969).

SUMMARY

The division of forced rest which occurs in summer into the short-term and long-term rest-periods is proposed. The short-term summer rest is of labile character. During the transition of plants into the state of labile rest a reorganization of the scheme of metabolism between the underground and the overground organs takes place. The deterioration of conditions acts as a signal for this reorganization. The force of signaling influence is determinated by the sharpness (the «gradient») of deterioration.

The long-term repose, if it is connected with the injury of growing points, can be not of labile, but of «lethargic» character: it can be broken by special stimulating influence only.

УДК 581.33 : 581.14 : 582.675.1

М. Д. Иоффе

РАЗВИТИЕ ЭНДОСПЕРМА И ЗАРОДЫША У *ANEMONE NEMOROSA* L.

С 5 рисунками

M. D. YOFFE. THE ENDOSPERM AND EMBRYO DEVELOPMENT IN *ANEMONE NEMOROSA* L.

Проведены исследования, позволившие подвести некоторые итоги дискуссии по вопросу об оплодотворении у *Anemone nemorosa* L. Соматическое число хромосом (2n) в исследованных популяциях оказалось равным 30. В ядрах эндосперма обнаружено триплоидное число хромосом (3n=45). Это явилось дополнительным подтверждением вывода, сделанного ранее автором данной статьи на основании исследования процесса оплодотворения, о непременном участии спермия в формировании эндосперма ветреницы дубравной, произрастающей в Ленинградской области. В соответствии с этими данными оказались и результаты морфологического анализа, показавшие, что развитие семян на материнском растении происходит нормально; опыты по проращиванию семян дали положительный результат.

Высказывается предположение, что в Польше, где у ветреницы дубравной эндосперм начинает развиваться без оплодотворения, а семена являются невсхожими, имеются особые популяции, у которых в силу каких-то условий возникли отклонения в процессе оплодотворения. Эти отклонения, приводящие к образованию нежизнеспособных семян, по-видимому, не сказываются отрицательно на существовании популяций благодаря тому, что преобладающим у них стал, очевидно, вегетативный способ размножения.

Дискуссия о процессе оплодотворения у *Anemone nemorosa* L. (Trela, 1963 а, б; Brouland, 1967, 1969; Иоффе, 1968; Yoffe, 1969) вызвала необходимость исследования развития эндосперма и зародыша этого растения в ходе формирования семени и его прорастания. Уже предварительные данные, полученные в результате изучения процесса оплодотворения (Иоффе, 1968; Yoffe, 1969), позволили высказать мнение, что популяции ветреницы дубравной, произрастающие в Ленинградской области, отличаются от ее популяций в Польше не только особенностями процесса оплодотворения, но и характером формирования семени и основных его компонентов — зародыша и эндосперма, а это в свою очередь позволяло предположить наличие у них способности к семенному размножению, отсутствующей (по данным Трела) в местах их естественного произрастания в Польше. Результаты исследований, предпринятых для выяснения этих вопросов, и являются основным содержанием настоящей статьи.

Для ветреницы дубравной установлены различные соматические числа хромосом (Хромосомные числа цветковых растений, 1969). Поэтому первой задачей было выяснение следующего вопроса: сходны ли числа хромосом в тех популяциях этого растения, у которых я изучала процесс оплодотворения, и совпадают ли они с числами хромосом, выявленными Трела (Trela, 1958) в польских популяциях.

Материал и методика исследования

Сборы материала для исследования производились на территории парка Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде и в пригородной зоне Ленинграда (Зеленогорск, Павловск, Девяткино).

Изучение развития зародыша и эндосперма проводилось на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятой методике. Для обнаружения запасных веществ использовался живой материал и обычно применяемые для этой цели красители и реактивы.

Числа хромосом определялись в клетках корешков, подвергавшихся предфиксационной обработке 0.05%-м раствором колхицина в течение 4 часов. После проведения реакции Фельгена приготовлялись давленые препараты, из которых при обнаружении хороших метафазных пластинок изготовлялись постоянные препараты. Для определения чисел хромосом в эндосперме использовалась методика, рекомендованная для этой цели Т. Ф. Петровой (1970).

Результаты исследования

Исследование препаратов корешков показало, что соматическое число хромосом у *Anemone nemorosa*, произрастающей в пригородах Ленинграда, равно 30 (рис. 1, *А*). Таким образом, по этому признаку ленинградские популяции не отличаются от популяций, произрастающих в различных районах Польши (Trela, 1958). Различие выявляется при исследовании эндосперма. В противоположность данным Трела о диплоидном характере клеток эндосперма у польских популяций изучение местных популяций показало, что число хромосом в ядрах эндосперма у них является триплоидным — $3n=45$ (рис. 1, *Б*), как это и следовало ожидать при нормальном типе развития зародышевого мешка и двойном оплодотворении. Тем самым получено дополнительное подтверждение вывода об участии спермия в формировании эндосперма ветреницы дубравной, сделанного ранее на основании морфологического исследования процесса оплодотворения (Иоффе, 1968).

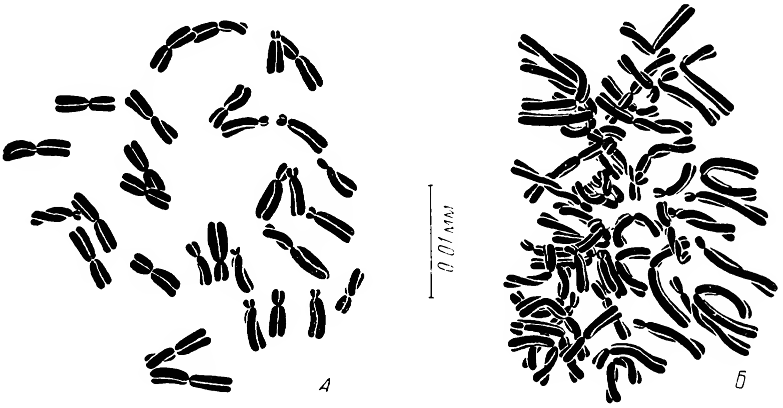


Рис. 1. Метафазные пластинки хромосом в делящихся клетках.

А — хромосомы корешка ($2n=30$); *Б* — хромосомы эндосперма ($3n=45$).

Эндосперм ветреницы дубравной, как и у других Лютиковых, развивается по ядерному типу. К моменту двойного оплодотворения центральная клетка сильно вакуолизована. По периферии ее выстилает тонкий слой цитоплазмы, соединяющийся тяжами со скоплением цитоплазмы, в котором находится ядро центральной клетки. Как правило, это скопление обнаруживается в халазальном районе, а само ядро обычно лежит в непосредственной близости от антипод.

Как было показано в предыдущей работе (Иоффе, 1968), спермии, внесенные пыльцевой трубкой в зародышевый мешок, контактируют с женскими ядрами более или менее одновременно. В ядре центральной клетки деспирализация хромосом спермия осуществляется несколько быстрее, чем происходит этот процесс в ядре яйцеклетки; подготовка к делению оплодотворенного ядра центральной клетки занимает также значительно меньше времени, чем подготовка к делению оплодотворенной яйцеклетки. На рис. 2, *А* показано приступающее к делению первичное ядро эндосперма, в то время когда зигота находится еще в состоянии

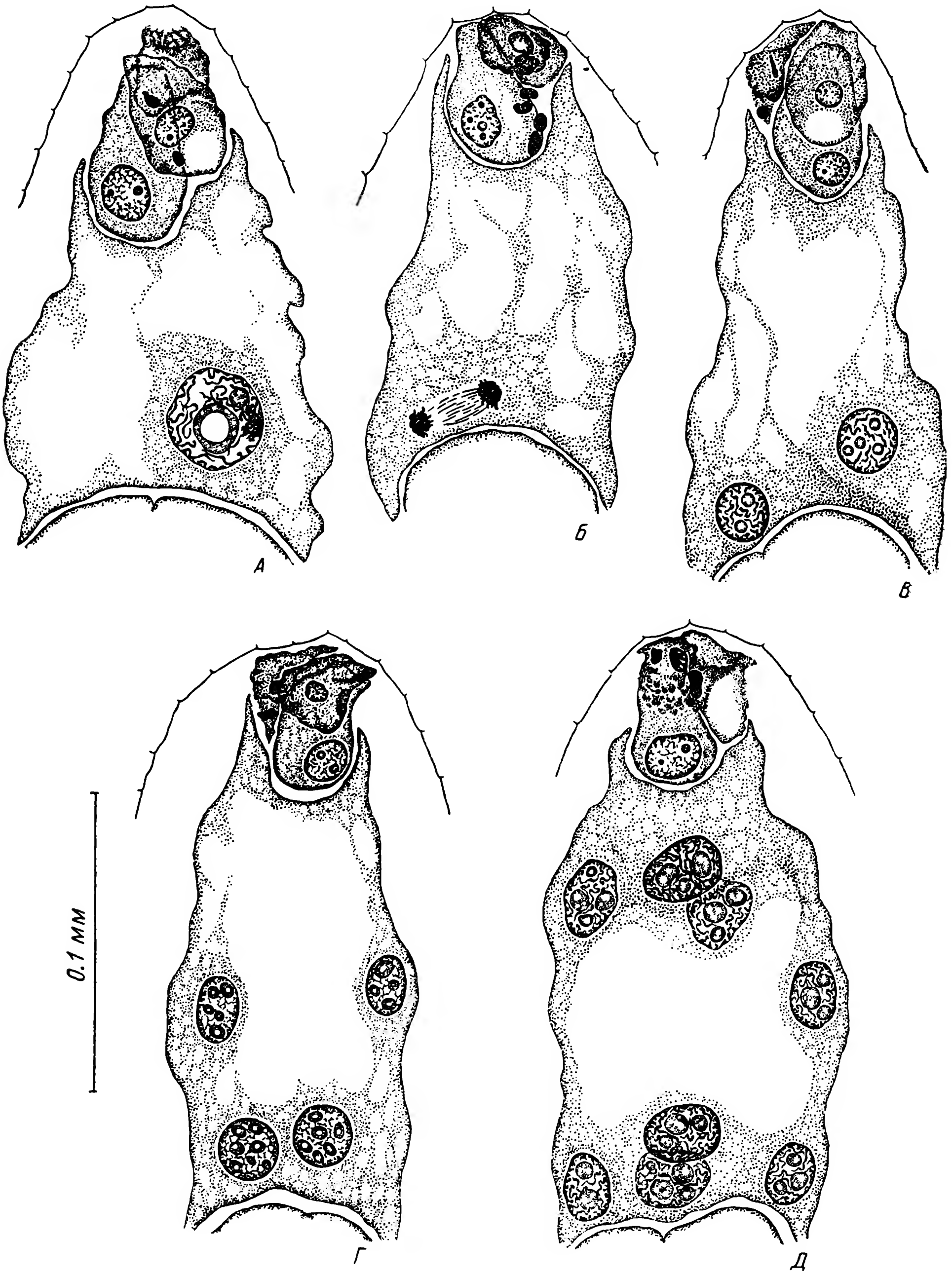


Рис. 2. Начальные фазы развития эндосперма.

А—В — первое деление; при вхождении одной пыльцевой трубки разрушается лишь одна синергида, вторая некоторое время сохраняется (*А*, *В*); при вхождении двух пыльцевых трубок разрушаются обе синергиды; видны спермии дополнительной пыльцевой трубки и вегетативные ядра обеих пыльцевых трубок (*Б*); *Г*, *Д* — 4- и 8-ядерный эндосперм; вторая синергида, не затронутая пыльцевой трубкой, тоже начинает разрушаться; антиподы, сохраняющиеся очень долго, показаны лишь контуром.

интеркинеза, из которого она выходит лишь после образования значительного числа ядер эндосперма.

Вследствие расположения ядра центральной клетки в халазальном районе вблизи антипод, где и происходит его оплодотворение, деление первичного ядра эндосперма совершается там же (рис. 2, *А—В*). Осуществляться оно может в двух направлениях: параллельно продольной оси зародышевого мешка и перпендикулярно этой оси, причем преобладающим является второе направление деления. Ядра, являющиеся производными первичного ядра эндосперма, расходятся к противоположным боковым стенкам зародышевого мешка и синхронно делятся в направлении, параллельном продольной оси зародышевого мешка. Образовавшиеся 4 ядра делятся также синхронно в этом же направлении; возникают 8 ядер, распределяющихся в периферическом слое цитоплазмы и также делящихся одновременно (рис. 2, *Г, Д*). Как видно из рис. 2, на котором все зародышевые мешки изображены при одном и том же увеличении, сколько-нибудь значительного разрастания элементов зародышевого мешка, в том числе и центральной клетки, являющейся зачатком эндосперма, не происходит. Это, по-видимому, и объясняет синхронность деления ядер эндосперма. При происходящем позже довольно значительном разрастании зародышевого мешка и соответственном увеличении центральной вакуоли синхронность в делении ядер нарушается; в дальнейшем происходит постепенное насыщение ядрами цитоплазматического постенного слоя, после чего начинается клеткообразование (рис. 3, *А*, *Б*). Благодаря интенсивным клеточным делениям постепенно заполняется полость зародышевого мешка, которая к созреванию семени исчезает полностью (рис. 3, *В*, *Г*).

В процессе формирования эндосперма деление ядер и клеток сопровождается различными нарушениями, в результате которых образующиеся ядра могут иметь различную плоидность и, соответственно, различный размер. Характер нарушений нами специально не изучался, по данным же Трела при делении ядер *A. nemorosa* наблюдаются нарушения в процессе митоза, приводящие к образованию реституционных ядер с повышенной плоидностью (до 16—32 n). Иногда при делении клеток выпадает цитокинез и образующиеся клетки содержат 2—4 ядра. Все эти явления достаточно характерны для формирующегося эндосперма покрытосеменных растений.

Основными запасными веществами зрелых семян *A. nemorosa* являются жир и белок. Обращает на себя внимание очень раннее появление жира, который обнаруживается сразу после того, как образуется первый клеточный слой эндосперма. В дальнейшем он накапливается во всех клетках эндосперма, постепенно заполняющего всю полость зародышевого мешка. Углеводы в качестве запасных веществ появляются в эндосперме гораздо позже, чем жир, и в незначительном количестве. Они обнаруживаются в семенах, близких к созреванию, в виде очень мелких зерен, дающих с I+KI бурое окрашивание.

Зигота делится значительно позднее, чем первичное ядро эндосперма. В процессе ее деления в центральной клетке можно насчитать примерно 60—120 ядер эндосперма. Некоторые данные по развитию зародыша представлены на рис. 4.

Первое деление зиготы происходит в поперечном направлении и приводит к образованию различных по величине клеток. Поскольку ядро зиготы, а следовательно и фигура деления, как правило, располагаются ближе к апикальному концу клетки, базальная клетка обычно оказывается несколько более длинной, чем апикальная (рис. 4, *А, Б*). Следующее деление, происходящее также в поперечном направлении, совершается, как правило, в базальной клетке. На рис. 4, *Г* видно, что базальная клетка уже поделилась, а апикальная еще только делится. Единственный случай, когда в двуклеточном предзародыше первой делилась апикальная клетка, представлен на рис. 4, *В*. Третье деление происходит в апикальной клетке в вертикальном направлении. Образуется Т-образная тетрада, характерная для Onagrad-типа эмбриогенеза (рис. 4, *Д*). Следующие деления происходят в поперечном направлении — в базальной клетке и в продольном — в двух апикальных; в результате формируется 8-клеточный проэмбрио с апикальными квадрантами (рис. 4, *Е, Ж*). В дальнейшем происходят деления во всех этажах формирующегося зародыша (рис. 4, *З, К*). Характерной чертой эмбриогенеза *A. nemorosa* является длительная митотическая активность базальных клеток.

Обнаружены 2 случая полиэмбрионии. Представление об одном из них дает рис. 4, *В*, который позволяет предполагать, что один проэмбрио развивается из яйцеклетки, другой — из синергиды. Причем есть основание думать, что яйцеклетка и синергида были оплодотворены. Об этом говорит то, что в делящейся апикальной клетке одного из проэмбрио можно насчитать примерно 30 хромосом, что соответствует соматическому числу, определенному в корешках. Ядро же базальной клетки этого проэмбрио, находящееся в интерфазе, близко по своим размерам покоящимся ядрам соседнего проэмбрио, а также ядрам двуклеточного проэмбрио, изображенного на рис. 4, *Б*. Кроме того, покоящиеся ядра обоих проэмбрио обладают несколькими ядрышками, что у *A. nemorosa* свойственно лишь оплодотворенным клеткам (Guignard, 1901; Trela, 1963a; Иоффе, 1968). Имеется и реальная возможность для оплодотворения синергиды, так как вхождение в зародышевый мешок *A. nemorosa* более чем одной пыльцевой трубки — явление достаточно частое (рис. 2, *Б*; 4, *Б*).

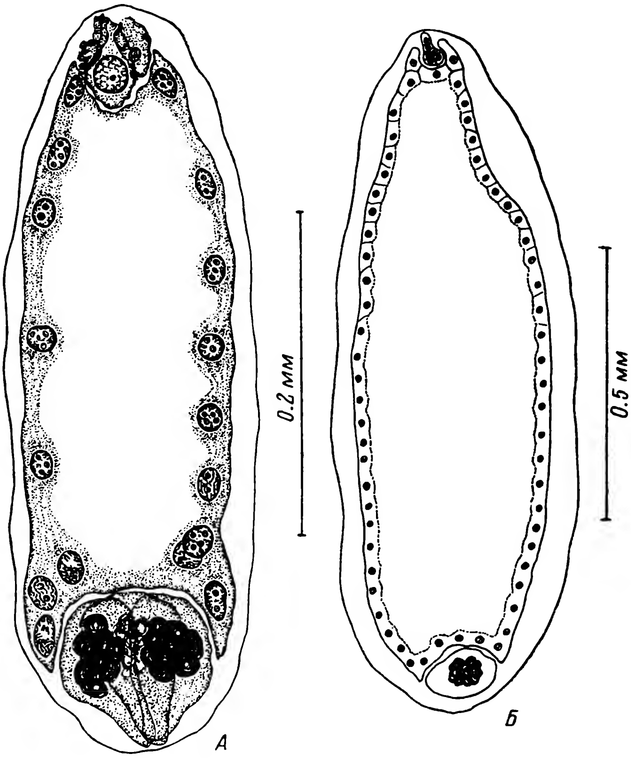


Рис. 3. Дальнейшее развитие эндосперма.

А, Б, Г — продольные срезы зародышевых мешков; *В* — поперечный срез плодолистика; *В*$_1$ — его фрагмент; *А* — образование многоядерной пленки эндосперма; зигота к делению еще не приступила, антиподы многоядерные; *Б* — между ядрами эндосперма, начиная с микропилярного конца, закладываются клеточные стенки; зародыш 6-клеточный; *В* — двуслойный эндосперм; между образовавшимися ядрами еще видны фрагмопласты; *В*$_1$ — фрагмент, показывающий при большем увеличении образование двуслойного эндосперма; *Г* — эндосперм и зародыш зрелого семени (семенная и плодовая оболочки удалены; вокруг зародыша небольшая полость, образовавшаяся в результате разрушения клеток эндосперма).

Первые признаки дифференциации зародыша — выделение поверхностного слоя — появляются, когда зародыш является уже многоклеточным и имеет в диаметре 4—5 клеток. В зрелом семени зародыш состоит из шарообразного, несколько уплощенного на апикальном конце тела (имеющего в диаметре примерно 10 клеток) и многоклеточного подвеска, сохраняющегося до созревания семени. Размер зародыша очень мал и составляет (вместе с подвеском) $^1/_{12}$ длины эндосперма зрелого семени (рис. 3, *Г*; 4, *Л*). В отдельных случаях дифференциация зародыша на материнском растении заходит несколько дальше; его апикальная часть уплощается сильнее, как это обычно происходит перед заложением семядолей, становятся заметными вытянутые уплощенные клетки — зачатки будущих прокамбиальных тяжей. Доразвитие зародыша с образованием семядолей и прокамбиальных тяжей происходит уже в земле, после опадения семени с материнского растения.

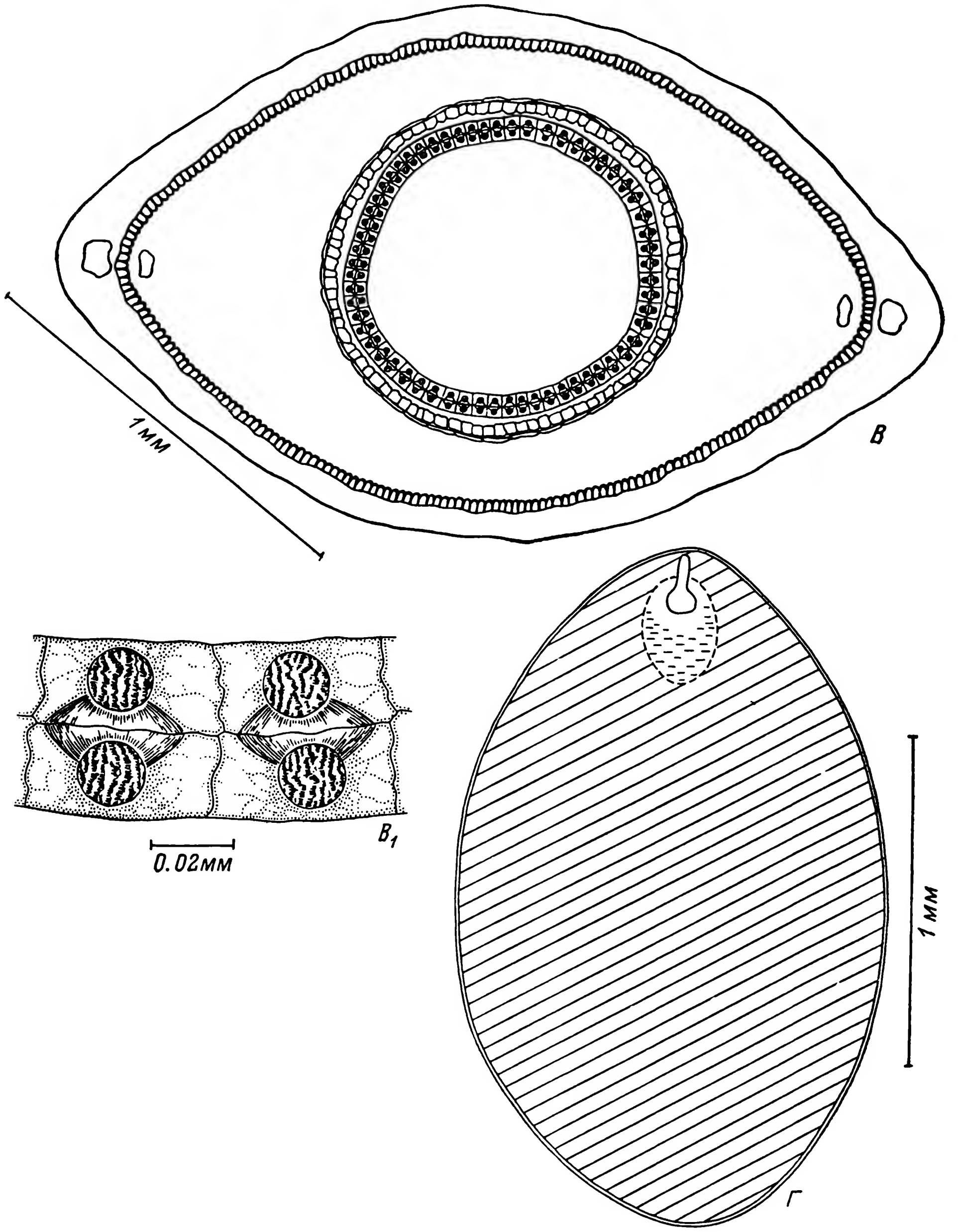


Рис. 3 (*продолжение*).

Большой интерес представлял вопрос о способности семян исследуемых популяций *A. nemorosa* к прорастанию. В литературе есть данные о характере прорастания семян этого вида. Г. П. Рысина (1969) показала, что хотя ветреница дубравная размножается вегетативно, она способна также и к активному семенному размножению. Ею обнаружено, что в местах естественного произрастания ветреницы дубравной (Московская область, Серебряноборское лесничество) и при посеве в лабораторных условиях в течение лета в семенах происходят рост и дифференциация зародыша, а осенью можно наблюдать прорастание — из семени появляются корешок и гипокотиль. Надземные всходы в лесу появляются в массе весной следующего года, в лаборатории же проросшие семена всходов не дают, по-видимому, в связи с тем, что эпикотиль может выйти из состояния покоя лишь под воздействием пониженных температур.

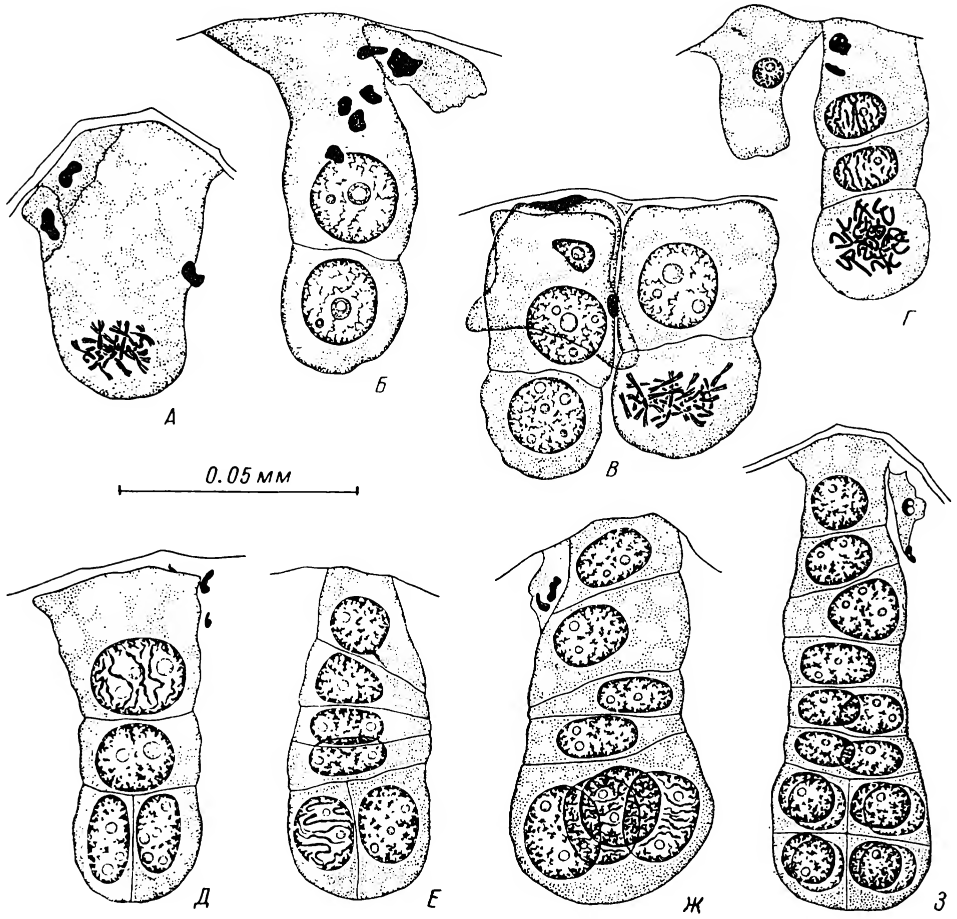


Рис. 4. Развитие зародыша в процессе формирования семени.
Объяснение в тексте.

В литературе имеются и иные сведения. В опытах Трела (1963а) по проращиванию ветреницы дубравной в Польше, положительных результатов получено не было, хотя условия опытов Рысиной и Трела были сходными. Семена также высевались в лаборатории и в условиях, близких к естественным, но в течение нескольких лет ни одно семя не проросло. Автор справедливо предполагает, что неспособность семян к прорастанию может быть связана с неполноценным формированием эндосперма.

Естественно, что обнаружив у ветреницы дубравной, произрастающей в Ленинградской области, нормально протекающее двойное оплодотворение и полноценное развитие эндосперма, можно было a priori предположить, что сформировавшиеся семена обладают и нормальной способностью к прорастанию. Для проверки этого предположения были поставлены соответствующие опыты. Семена, собранные в июне 1968 года, были посеяны через несколько дней в лаборатории (в глиняной плошке) и в грунт на территории Ботанического сада АН СССР. Высеянные в грунт семена дали всходы весной 1969 года, т. е. получены результаты, аналогичные данным Рысиной. За семенами, находящимися в лаборатории, велось периодическое наблюдение в течение 2 месяцев. В 1969 г. опыт был поставлен снова и наблюдение за семенами велось в течение 4 месяцев со времени посева. Через 32 дня после посева уже можно было отметить наличие небольших семядолей и заходящие в них прокамбиальные тяжи; через 70 дней после посева семядоли значительно увеличились. между ними стал заметен апекс побега. Весь зародыш занимал еще только $^1/_6$ часть длины семени. В течение следующего месяца зародыш разрастался главным образом за счет семядолей, которые через 3 месяца после посева занимали уже большую часть семени. К концу опыта (середина октября) были обнаружены проросшие семена, почти весь объем которых выполняли крупные семядоли (рис. 5).

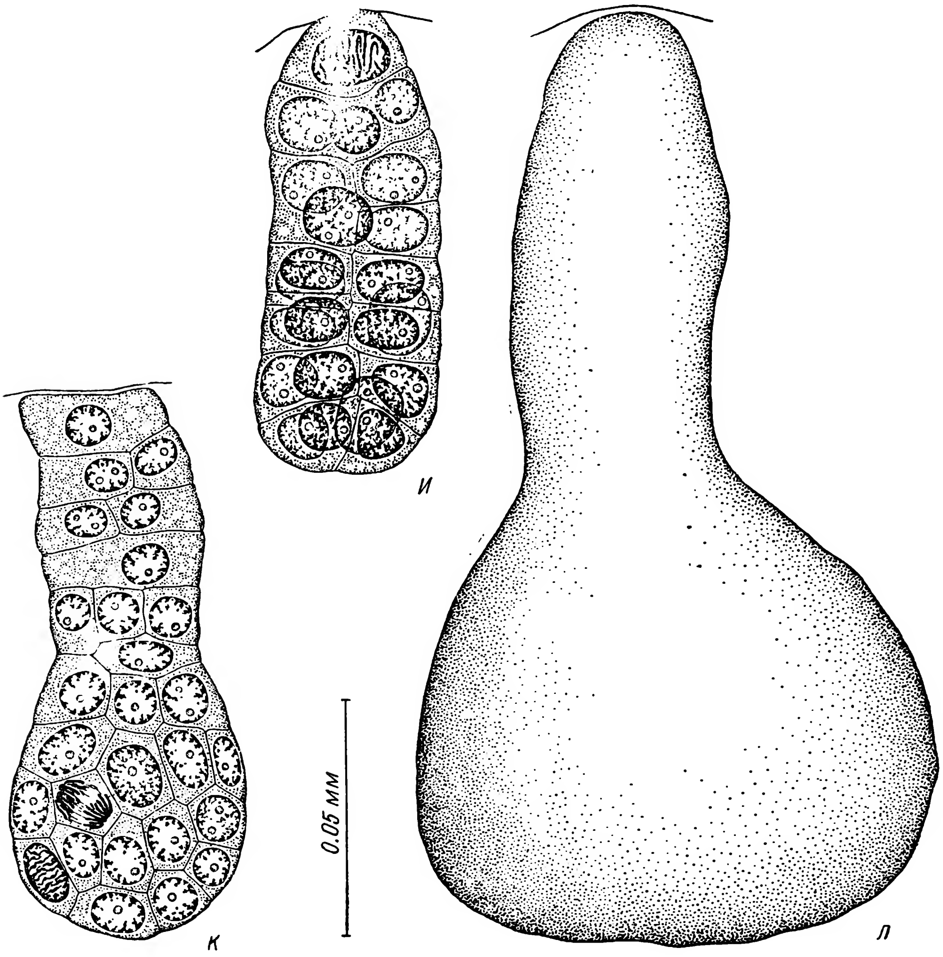


Рис. 4. (*продолжение*).

Обсуждение

Процесс оплодотворения у *A. nemorosa*, необычный характер которого был описан польской исследовательницей Трела, стал предметом изучения и обсуждения эмбриологами и других стран. Появившиеся по этому вопросу публикации, в которых авторы приводят противоречивые данные, делают необходимым их обсуждение. Сама Трела морфологическую сторону процесса оплодотворения не изучала, и содержащиеся в ее статьях иллюстрации не дают представления о его характере. Однако она неоднократно производила подсчет хромосом при делении ядер эндосперма.

Обнаружение в этих ядрах диплоидного числа хромосом дало ей основание (учитывая диплоидный характер ядра центральной клетки) утверждать, что эндосперм развивается автономно.

Менее доказательны данные французского эмбриолога Брулана. В его работе 1967 года приводится несколько картин (рисунки и микрофотографии) процесса оплодотворения у *A. nemorosa,* на основании которых он делает вывод, что у этого растения нет двойного оплодотворения, а происходит лишь оплодотворение яйцеклетки. Об этом якобы говорят его рисунки 7, 8, 9 и 10, на которых изображено ядро центральной клетки, приступающее к делению, хотя, по мнению Брулана, никаких следов проникновения в него ядра спермия обнаружить нельзя. Между тем рассмотрение этих рисунков дает, на мой взгляд, основание скорее для противоположных выводов. Так, рис. 10 четко демонстрирует часто наблюдавшуюся мною начальную фазу объединения спермия с ядром центральной клетки. Хроматин спермия (судя по рисунку и соответствующей микрофотографии) сконцентрирован еще в том месте ядра центральной клетки, куда попал спермий, и распределение его по ядру только еще начинается; вместе с тем уже выделилось ядрышко, которое, очевидно, является ядрышком спермия. На рис. 7, 8 и 9, изображающих серию срезов одного и того же ядра центральной клетки, видно, что процесс растворения в нем спермия зашел гораздо дальше, хотя полностью еще не закончился. Трудно представить себе, как можно из наблюдаемых картин сделать иные выводы.

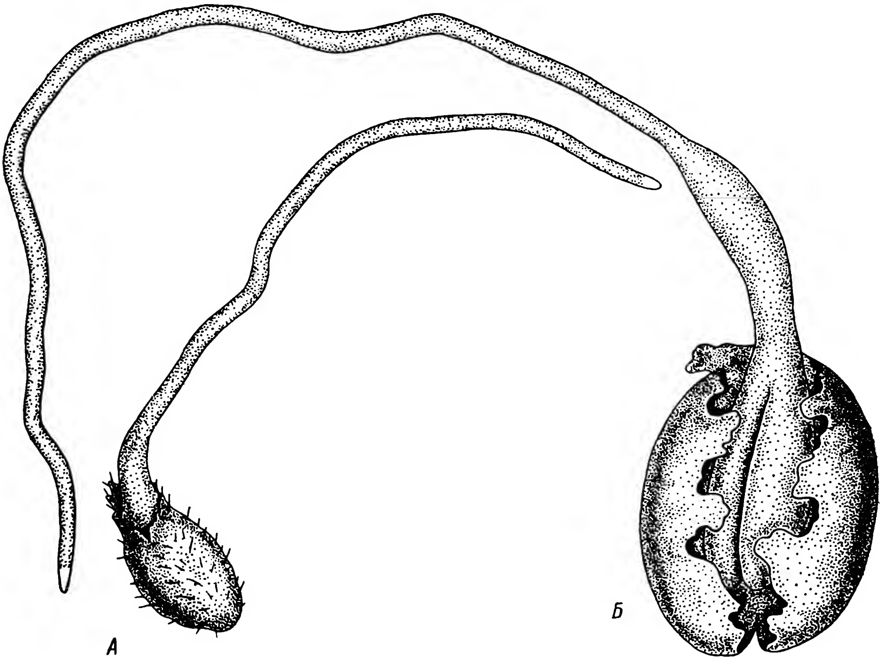


Рис. 5. Прорастающие семена через 4 месяца после посева.

А — проросшее семя заключено в плодовую оболочку; *Б* — плодовая и семенная оболочка удалены; при вскрытии эндосперма видно, что семядоли занимают почти весь объем семени.

Несколько иначе, чем это делает Брулан, следует, на мой взгляд, интерпретировать и его рис. 13, изображающий зародышевый мешок в момент оплодотворения. Согласно Брулану, один из спермиев контактирует с ядром яйцеклетки; ядро же центральной клетки, находящееся в халазальном районе вблизи антипод, начинается делиться без предварительного оплодотворения, так как второй спермий остается в микропилярном районе. Между тем эту иллюстрацию на основании большого просмотренного мною материала можно объяснить иначе. Она скорее показывает часто наблюдаемое явление, когда объединение спермия с ядром яйцеклетки, с одной стороны, и спермия с ядром центральной клетки, с другой, осуществляется с разной скоростью. В то время как в яйцеклетке еще только наблюдается контакт женского и мужского ядер, в ядре центральной клетки уже происходит деспирализация хромосом спермия в процессе объединения последнего с женским ядром.

Таким образом, хотя Брулан и присоединяется к выводу Трела о развитии эндосперма *A. nemorosa* без участия спермия, однако данные, на которых это заключение основывается, являются неубедительными. Между тем на основе данных обоих авторов Фавр-Дюшартр сделал широкие обобщения филогенетического порядка. В 1967 г. он высказал предположение, что эндосперм *A. nemorosa* очень сходен морфологически с эндоспермом голосеменных растений, поскольку в обоих случаях эта ткань имеет материнское происхождение и, следовательно, неравноценна эндосперму покрытосеменных растений, образующемуся у амфимиктично размножающихся растений при обязательном участии мужской гаметы. Именно поэтому Фавр-Дюшартр определил эндосперм *A. nemorosa* как псевдоэндосперм, а этот вид, обладающий «псевдоэндоспермом», поместил в своих схемах эволюции процесса оплодотворения у семенных растений между голосеменными и покрытосеменными. В его последующих публикациях (Favre-Duchartre, 1969, 1970) оценка морфологической природы эндосперма *A. nemorosa* несколько изменилась; однако, отрицая теперь гомологию между эндоспермом ветреницы дубравной и эндоспермом голосеменных растений, Фавр-Дюшартр сохраняет во всех своих схемах ее положение между голосеменными и покрытосеменными. Тем самым он подчеркивает первичный характер эндосперма *A. nemorosa*, в формировании которого не принимает участия мужская гамета, и противопоставляет это растение орхидным, наиболее специализированные представители которых утратили эндосперм в процессе эволюции.

Неправомочность этих выводов мне кажется очевидной. Прежде всего в их основе лежит неправильно истолкованный Бруланом фактический материал. Не могут служить достаточным основанием и данные Трела. Если даже в популяциях, произрастающих в Польше, формирование эндосперма может начаться без оплодотворения, то и в этих случаях нормального формирования семени все же не происходит и семена оказываются невсхожими. Кроме того, если это явление ограничено пределами Польши, его нельзя истолковывать так широко, как это делает Фавр-Дюшартр.

Представляется возможным высказать мнение, что редукцию эндосперма в польских популяциях следует рассматривать скорее как явление вторичное. Возникшие в силу каких-то условий отклонения в процессе оплодотворения, в частности выпадение процесса слияния ядра центральной клетки со спермием, могли не отразиться на существовании этих популяций благодаря тому, что преобладающим у них стал вегетативный способ размножения. Можно предположить также, что в тех случаях, когда, согласно Трела, у ветреницы дубравной в Польше наблюдалось развитие семян с нормальным эндоспермом (Trela, 1963а, б: 13, рис. 2, *В*), этому могло предшествовать нормально протекавшее двойное оплодотворение.

Когда настоящая статья уже была подготовлена к печати, вышел 9-й том «Les Annales de l'Université et l'ARERS» со статьей Брулана и Жанни (Brouland et Jeanny, 1971 г.). В статье приведены новые данные авторов о формировании зародыша и эндосперма у *A. nemorosa*. Не имея возможности дать детальный анализ работы Брулана и Жанни, остановлюсь лишь на некоторых ее аспектах.

Как я и предполагала в своей работе 1969 года, Брулану удалось найти картины двойного оплодотворения у *A. nemorosa*, и в этом отношении наши данные совпали. Предположение авторов, что оплодотворение вторичного ядра происходит лишь в молодых цветках с короткими зародышевыми мешками, морфологически не доказано. Ссылка на рис. 6 их работы, где вторичное ядро якобы не оплодотворено, не убедительна. Как раз это ядро, судя по его характеру, скорее всего является оплодотворенным и находится в профазе.

Неожиданными и сложными для интерпретации являются данные, полученные Бруланом и Жанни в результате цитофотометрирования ядер эндосперма, нуцеллуса и пыльцевых зерен. Оказалось, что содержание ДНК в ядрах этих тканей находится в отношении 4 : 2 : 1, следовательно, ядра эндосперма являются тетраплоидными. Таким образом, выявлен третий вариант плоидности эндосперма. Я согласна с авторами, что этот вариант ближе к данным Трела, чем к моим (тетраплоидность, согласно Трела, возникает в некоторых случаях в результате аномальных митозов и формирования реституционных ядер с удвоенным числом хромосом). Вместе с тем не могу не выразить удивления, что в эндосперме ветреницы дубравной (изучавшейся Брулапом и Жанни методом цитофотометрии) такой аномальный характер деления стал основным, поскольку диплоидные ядра им вовсе не встретились. Очевидно, такие результаты нуждаются в объяснении.

Приходится сожалеть, что авторы не довели исследование до конца, не проследили процесс формирования семян и не определили их всхожесть. Поэтому осталось неизвестным, является ли эндосперм (образовавшийся по данным этих авторов без оплодотворения) полноценным, а семена жизнеспособными, или такой необычный для цветковых растений характер формирования эндосперма обусловливает (как и в Польше) образование неполноценных семян. А ведь основным, на мой взгляд, в данной дискуссии является вопрос — может ли эндосперм амфимиктичного растения полноценно развиваться без участия спермия и обеспечивать развитие жизнеспособных семян? На этот вопрос авторы, очевидно, еще дадут ответ.

Приношу свою благодарность Н. М. Кирилловой и И. А. Чабан, помогавшим мне в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Иоффе М. Д. (1968). Процесс оплодотвоерния у *Anemone nemorosa* L. и *A. ranunculoides* L. Бот. журн., 53, 7. — Петрова Т. Ф. (1970). Метод приготовления эмбриологических препаратов эндосперма. Бот. журн. 55, 11. — Рысина Г. П. (1969). О прорастании семян и развитии всходов у некоторых Лютиковых. Бюлл. ГБС, 74. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Brouland M. (1967). A propos de la formation de l'albumen a partir du noyau secondaire non fécondé chèz l'*Anemone nemorosa* L. Ann. Univers. et A. R. E. R. S., 5, 4. — Brouland M. (1969). Recherches cytologique sur la fécondation chèz quelques Renonculacées: *Caltha palustris* L., *Anemone nemorosa* L., *Ranunculus acris* L., *Helleborus foetidus* L. Rev. Cyt. et Biol., vég., 32, 3—4. — Favre-Duchartre M. (1967). Une interprétation du pseudoalbumen de l'*Anemone nemorosa* L. (A propos de l'article de M. Brouland). Ann. Univers. et A. R. E. R. S., 5, 4. — Favre-Duchartre M. (1969). Exposé d'introduction au Colloque sur les aspects cytologiques de la reproduction sexuée des plantes ovulés. Rev. Cyt. et Biol. vég., 32, 3—4. — Favre-Ducharter M. (1970). Des ovules aux graines. — Guignard L. (1901). La double fécondation chèz les Renonculacées. Journ. Bot., 15. — Trela Z. (1958). Cytological studies in species of the genus *Anemone* L. occuring in Poland. Acta biol. Cracov., 1, 3. — Trela Z. (1963a). Embryological studies in *Anemone nemorosa* L. Acta biol. Cracov., 6, 1. — Trela Z. (1963б). Cytological studies in the differentiation of the endosperm in *Anemone nemorosa* L. Acta biol. Cracov., 6, 2. — Yoffe M. D. (1969). Fertilization and formation of the primary endosperm nucleus in *Anemone nemorosa* L. Revue Cyt. et Biol. vég., 32, 3—4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 III 1971).

SUMMARY

The present report deals with the embryo and endosperm development in *Anemone nemorosa* L.

In endosperm nuclei of this plant the triple number of chromosomes has been found. It is an additional confirmation of the previously drawn conclusion on the participation of the sperm in the formation of the primary endosperm nucleus. Contrary to the data obtained by Trela it has been shown that the development of endosperm and the germination of seeds goes on normally.

Some results of the discussion on the question of fertilization in *Anemone nemorosa* are summed up.

УДК 581.446.2 : 582.572.2 : 581.14

М. В. Баранова

МОРФОГЕНЕЗ ЛУКОВИЦ ЛИЛИЙ

С 8 рисунками

M. V. BARANOVA. THE MORPHOGENESIS OF THE BULBS OF LILIES

Изучен морфогенез 35 видов лилий, интродуцированных в Ленинград. Все виды по ритму развития подразделены на 4 основные группы. Виды каждой группы характеризуются сходством по типу формирования почки возобновления и срокам ее заложения, по продолжительности жизни органов и общностью географического происхождения.

В результате изучения морфогенеза были объяснены такие явления, как отсутствие цветения лилий в отдельные годы, образование бульб на стеблях у видов, для которых это явление не характерно, образование уродливых цветков. На основе данных морфогенеза предлагаются приемы выращивания.

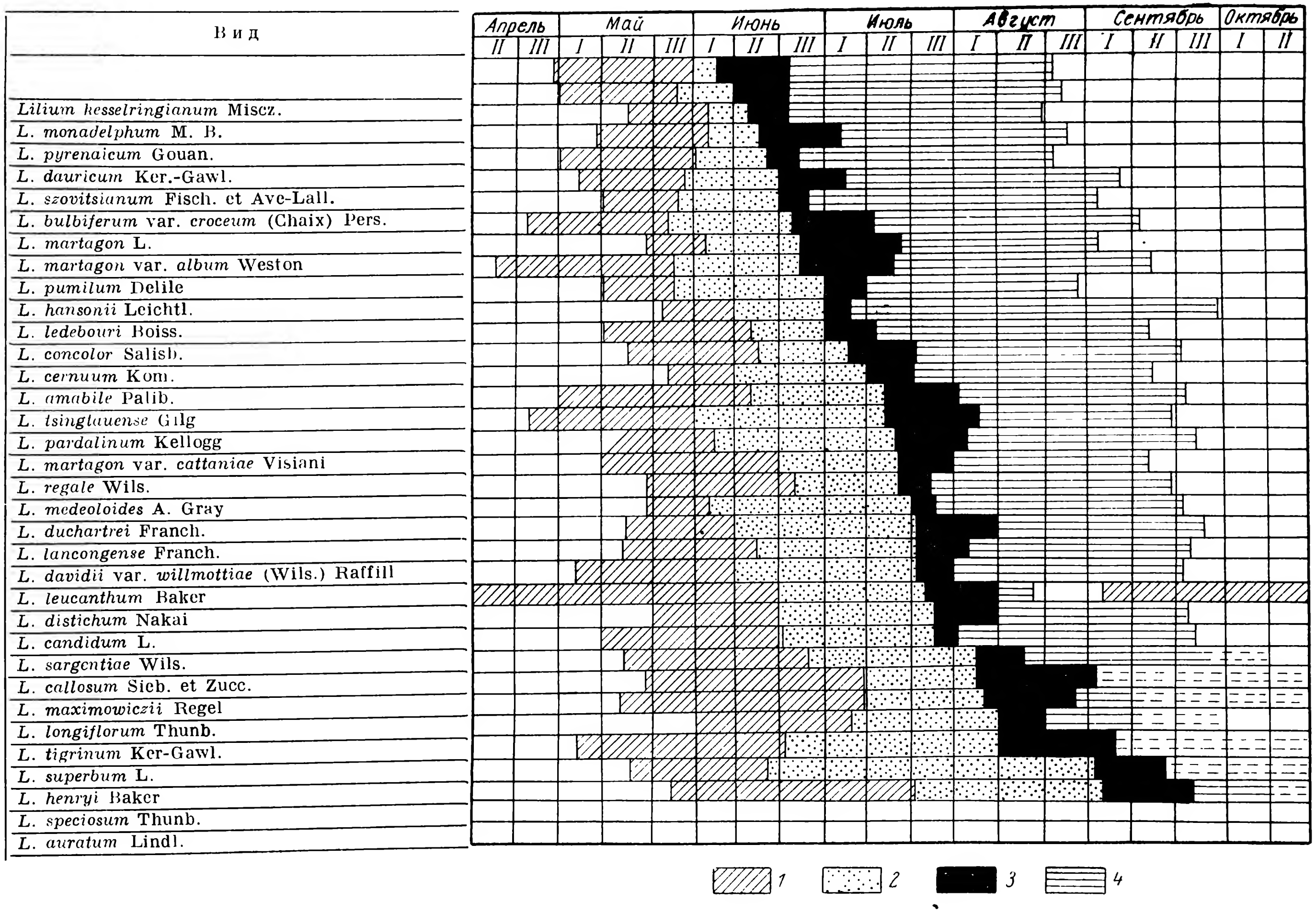
Луковичные растения представляют многочисленную и разнообразную группу по строению луковиц, по ритму развития и т. д. Изучение их морфогенеза начато сравнительно недавно (Blaauw, 1924; Krijthe, 1938, 1940; Hartsema a. Leupen, 1942; Устинова, 1949; Прозина, 1949; Tsin-Tze-Chan, 1952; Силина, 1953; Ахвердов, 1956; Родионенко, 1961; Артюшенко, 1961, 1970; Баранова, 1961, 1965; Бочанцева, 1962, 1963; Скрипчинский и Скрипчинский, 965; Попова, 1965, и др.) и число исследованных в этом отношении луковичных растений еще очень невелико. Накопление данных по морфогенезу различных луковичных растений позволит в дальнейшем подробнее и полнее классифицировать луковичные травянистые многолетники в системе жизненных форм покрытосеменных растений.

Морфогенез видов рода *Lilium* почти не изучен. Имеются лишь работы о формировании репродуктивных органов *Lilium candidum* (Rivière, 1963, 1969) и *L. regale* (Zawadzka, 1964).

Настоящее сообщение посвящено исследованию 35 видов рода *Lilium* коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в Ленинграде. Нашей задачей было изучение морфогенеза этих видов, характера формирования почек возобновления, времени заложения и продолжительности жизни различных органов.

Исследования велись с 1963 по 1970 г. Наряду с фенологическими наблюдениями регулярно проводилось морфогенетическое изучение почек возобновления в луковицах в различные календарные сроки. Анализ строения почек проводился с помощью бинокулярной лупы МБС-1.

Род *Lilium* насчитывает около 100 видов. Произрастают они только в странах Северного полушария, охватывая территорию от 11° с. ш. (Южная Индия) до 68° с. ш. (низовья р. Енисей). Северная граница естественного распространения самого северного вида — *L. martagon* L. — в северо-западной части европейской части СССР проходит на широте 55° с. ш., на 5° южнее Ленинграда. Таким образом, все виды лилий коллекции БИНа являются в Ленинграде интродуцентами. В условиях Ленинграда при выращивании в открытом грунте эти виды ведут себя по-разному, в зависимости от происхождения (рис. 1). Лилии, происходящие из северных районов ареала рода, цветут обычно раньше


Вид
Lilium kesselringianum Miscz.
L. monadelphum M. B.
L. pyrenaicum Gouan.
L. dauricum Ker.-Gawl.
L. szovitsianum Fisch. et Ave-Lall.
L. bulbiferum var. croceum (Chaix) Pers.
L. martagon L.
L. martagon var. album Weston
L. pumilum Delile
L. hansonii Leichtl.
L. ledebouri Boiss.
L. concolor Salisb.
L. cernuum Kom.
L. amabile Palib.
L. tsingtauense Gilg
L. pardalinum Kellogg
L. martagon var. cattaniae Visiani
L. regale Wils.
L. medeoloides A. Gray
L. duchartrei Franch.
L. lancongense Franch.
L. davidii var. willmottiae (Wils.) Raffill
L. leucanthum Baker
L. distichum Nakai
L. candidum L.
L. sargentiae Wils.
L. callosum Sieb. et Zucc.
L. maximowiczii Regel
L. longiflorum Thunb.
L. tigrinum Ker-Gawl.
L. superbum L.
L. henryi Baker
L. speciosum Thunb.
L. auratum Lindl.
Апрель
Май
Июнь
Июль
Август
Сентябрь
Октябрь
II
III
I
II
III
I
II
III
I
II
III
I
II
III
I
II
III
I
II
1
2
3
4

других, в июне. Колебания в сроках начала цветения у этих видов обычно невелики, как показали наши многолетние наблюдения. Они составляют от 4 до 10 дней. Период вегетации охватывает 5 месяцев. Напротив, виды, происходящие из южных районов ареала, цветут в августе—сентябре, причем колебания в сроках начала цветения у этих видов в Ленинграде составляют уже 30—40 дней (в зависимости от погодных условий), а период их вегетации очень продолжителен и в Ленинграде обычно не завершается, часто прерываясь наступлением морозов и выпадением снега. Такие заметные различия в сроках прохождения фенофаз, очевидно, связаны с более глубокими различиями в цикле развития почек возобновления этих видов.

Почка возобновления закладывается у лилий или внутри материнской луковицы на вершине донца, что характерно для большинства видов рода, или выносится из луковицы на разросшемся корневище (рис. 2). Луковицы последнего типа характерны для многих североамериканских видов лилий.

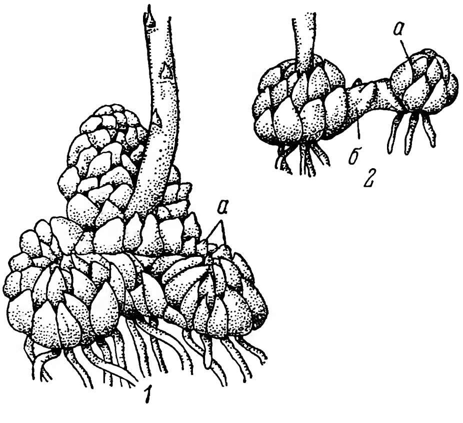


Рис. 2. Луковица *Lilium pardalinum* (*1*) и *L. canadense* (*2*).

а — почка возобновления; *б* — разросшееся корневище.

Все луковицы лилий многолетние. В зависимости от вида луковицы различны по форме и размеру, по характеру, числу, форме и окраске чешуй, их слагающих. Луковицы большинства видов лилий составлены низовыми специализированными чешуями. У некоторых видов в сложении луковиц, кроме низовых чешуй, принимают участие и разросшиеся влагалища вегетирующих листьев (*L. candidum* L., *L. catesbaei* Walt.).

В течение 3 лет (1967—1970 гг.) был изучен морфогенез луковиц 35 видов лилий, различных по географическому происхождению. Результаты исследований позволили установить 4 основные группы, характеризующиеся целым рядом особенностей.

I группа объединяет виды, которые цветут в Ленинграде в июне (*Lilium kesselringianum* Miscz., *L. monadelphum* M. B., *L. szovitsianum* Fisch. et Ave-Lall., *L. dauricum* Ker-Gawl., *L. pyrenaicum* Gouan., *L. martagon* L., *bulbiferum* var. *croceum* (Chaix) Pers. и др.). Эти раноцветущие виды происходят главным образом из более северных районов распространения рода — Сибири, Дальнего Востока, Кавказа, стран Западной Европы. Все они приурочены к лесным районам и являются мезофитами.

Почка возобновления у видов I группы закладывается почти за 2 года до начала вегетации развивающегося из нее побега, в августе (рис. 3). Нередко у лилий закладывается 2 и даже 3 почки возобновления.

В течение первых 3—4 месяцев (VIII—X) в почке формируются зачатки запасающих низовых чешуй. Вслед за ними, в октябре—ноябре, или весной, в марте—апреле, в почке возобновления начинают формироваться стеблевые листья. Они сходны по форме и строению с зачатками низовых чешуй и наметить границу между ними в этот период можно только условно, зная число низовых чешуй, которое формируется ежегодно у каждого вида. Это число бывает обычно более или менее постоянным. Заложение стеблевых листьев в почке продолжается в течение 5—6 месяцев, исключая зимние месяцы, и заканчивается летом, в июле—августе, т. е. через год после заложения почки возобновления. Интенсивность заложения листьев в почке очень велика; достаточно сказать, что за 5—6 месяцев у некоторых видов лилий их закладывается 200—250 (*L. kesselringianum*, *L. pyrenaicum* и др.).

В период заложения листьев в почке возобновления в ткани донца луковицы под почкой закладываются новые придаточные корни, которые начинают расти осенью предшествующего цветению года или весной в год цветения.

Через 10—20 дней после окончания заложения листьев междоузлие, расположенное между последней низовой чешуей и первым стеблевым листом в почке возобновления, начинает интенсивно разрастаться за счет растяжения клеток. В результате становится видным зачаток цветоносного побега, который теперь хорошо выделяется среди низовых чешуй. Вскоре у основания этого цветоносного побега в почке возобновления появляется бугорок — новая почка возобновления, почка второго будущего года[1] (рис. 3, *4, пв*^{1}). Таким образом, почка возобновления второго будущего года закладывается в почке возобновления будущего года после завершения формирования в ней всех вегетативных органов.

Конус нарастания на верхушке зачаточного цветоносного побега будущего года в этот период заметно увеличивается и начинает формировать репродуктивные органы. Этот период у видов I группы начинается в Ленинграде в августе. Конец лета, август, является, таким образом, наиболее ответственным периодом в жизни лилий I группы: в это время закладывается новая почка возобновления, а в почке будущего года начинают формироваться репродуктивные органы.

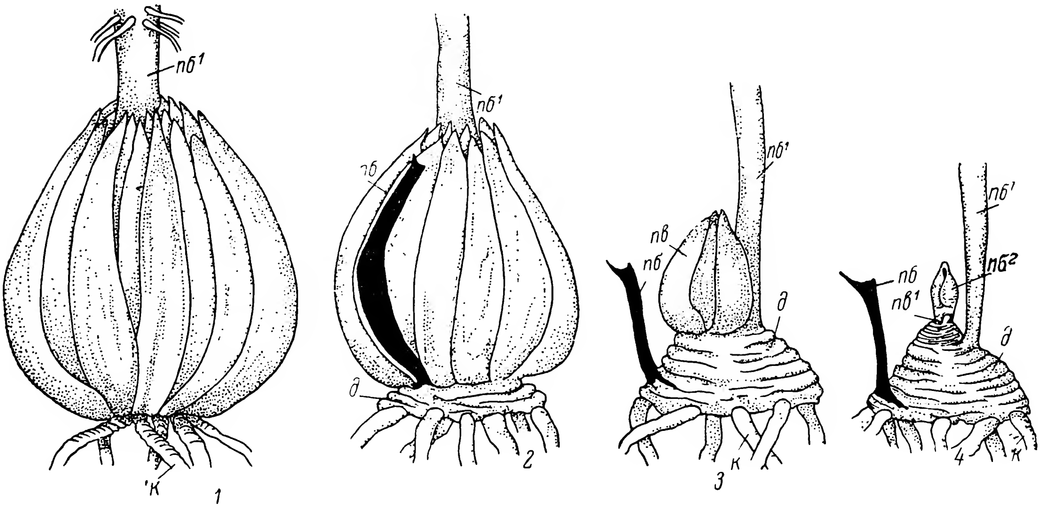


Рис. 3. Строение луковицы *Lilium monadelphum* в период заложения почки возобновления (август 1970 г.).

1 — общий вид луковицы; *2* — та же луковица после удаления наружных низовых чешуй прошлого года; *3* — почка возобновления, низовые чешуи луковицы удалены; *4* — зачаток цветоносного побега в почке возобновления, низовые чешуи почки удалены; *пб* — остаток побега прошлого года (1969); *пб*^{1} — побег текущего года (1970); *пб*^{2} — зачаток побега в почке возобновления; *пв* — почка возобновления; *пв*^{1} — почка возобновления будущего года; *д* — донце луковицы; *к* — придаточные корни.

Формирование цветков происходит у лилий в акропетальной последовательности. По всей поверхности конуса нарастания появляются бугорки — зачатки цветков. Они располагаются в пазухах валиков — зачатков прицветников. Последовательность дифференциации частей цветка постоянна: сначала формируются 3 наружные доли околоцветника, вслед за ними 3 внутренние доли, затем последовательно наружный и внутренний круги тычинок.

После заложения пыльников формируются гнезда завязи. В дальнейшем в заложившемся цветке идут процессы макро- и микроспорогенеза. Формирование цветков в почке продолжается 2—2.5 месяца и обычно заканчивается в октябре.

---

[1] Почкой будущего года мы называем почку, которая образует вегетирующий побег в следующем году, а почкой второго будущего года — почку, дающую вегетирующий побег через 2 года.

В октябре почка возобновления у лилий I группы полностью сформирована. В зимнее время рост ее практически прекращается и растения находятся в состоянии покоя, а весной начинается быстрый рост всех органов растения. Быстро проходят все фенофазы, колебания сроков начала их наступления от года к году очень невелики, что обусловливается полной сформированностью почки возобновления осенью предшествующего цветению года. Вегетация лилий этой группы заканчивается в августе.

Таким образом, от заложения почки возобновления до окончания вегетации ее компонентов проходит 24 месяца, из них 20 месяцев идет внутрилуковичное развитие и только 4 месяца падает на надземную вегетацию.

После окончания вегетации не все компоненты почки отмирают. Продолжают жить еще в течение 12—20 месяцев специализированные низовые чешуи и донце луковицы, на котором они расположены. Эти низовые чешуи составляют основной объем луковицы. Они могут принадлежать одному или нескольким годовым циклам, которые отграничены друг от друга остатками побегов (рис. 3, *пб*, *пб*^{1}, *пб*^{2}). Луковицы лилий, таким образом, составлены органами, разными по возрасту и принадлежащими различным годовым циклам, которые развиваются в луковице параллельно. В августе, в период заложения новой почки возобновления (почки второго будущего года), наряду с ее формирующимися органами в луковице имеются уже сформированные органы почки будущего года, а также органы текущего года, и органы, образовавшиеся в прошлые годы. Луковицы, имеющие в своем составе чешуи 4 и даже 5 годовых циклов, можно видеть у *L. kesselringianum*, *L. monadelphum*, *L. pyrenaicum* и других видов.

Морфогенетическое изучение луковиц позволило определить продолжительность жизни органов у видов лилий I группы (рис. 4). Как и у большинства растений, репродуктивные органы по продолжительности жизни заметно уступают вегетативным органам. Так, например, период от заложения цветков до окончания цветения составляет 11—12 месяцев (из них 9 месяцев внутри почки, в луковице), а длительность жизни листьев с момента их заложения составляет 18—22 месяца (из них 14—18 месяцев внутри почки, в луковице). Но наибольшей продолжительностью жизни обладают низовые специализированные чешуи, служащие вместилищем запаса питательных веществ луковицы. Закладываясь первыми в почке возобновления, они намного превосходят по продолжительности жизни другие органы. После окончания надземной вегетации растения низовые чешуи данного годового цикла, как уже отмечалось, сохраняются в луковице еще в течение 12—20 месяцев (рис. 4, I гр.). Затем, становясь периферийными по мере отмирания наружных чешуй, они опустошаются и ссыхаются. В общей сложности продолжительность их жизни у луковиц лилий I группы составляет 38—45 месяцев, т. е. 3—4 года. Такую же продолжительность жизни имеет и донце, на котором расположены эти низовые чешуи. Оно отмирает одновременно с чешуями, расположенными на нем. Придаточные корни лилий живут 2—3 года.

Итак, виды лилий I группы характеризуются полной сформированностью почки возобновления в луковице осенью года, предшествующего цветению побега, который развивается из этой почки.

В условиях Ленинграда виды лилий I группы перспективны для выращивания; они морозостойки, хорошо цветут и обильно плодоносят. При выращивании лилий I группы для нормального формирования цветков в почке возобновления в июле—августе необходимо проводить подкормки калийно-фосфорными удобрениями.

II группа объединяет виды, которые цветут в Ленинграде в конце июня—начале июля. Эта группа включает *L. pumilum* var. *sinensium* (Gand.) M. Baran., *L. cernuum* Kom., *L. concolor* Salisb., *L. hansonii* Leichtl. — виды, приуроченные к более сухим местообитаниям; районы

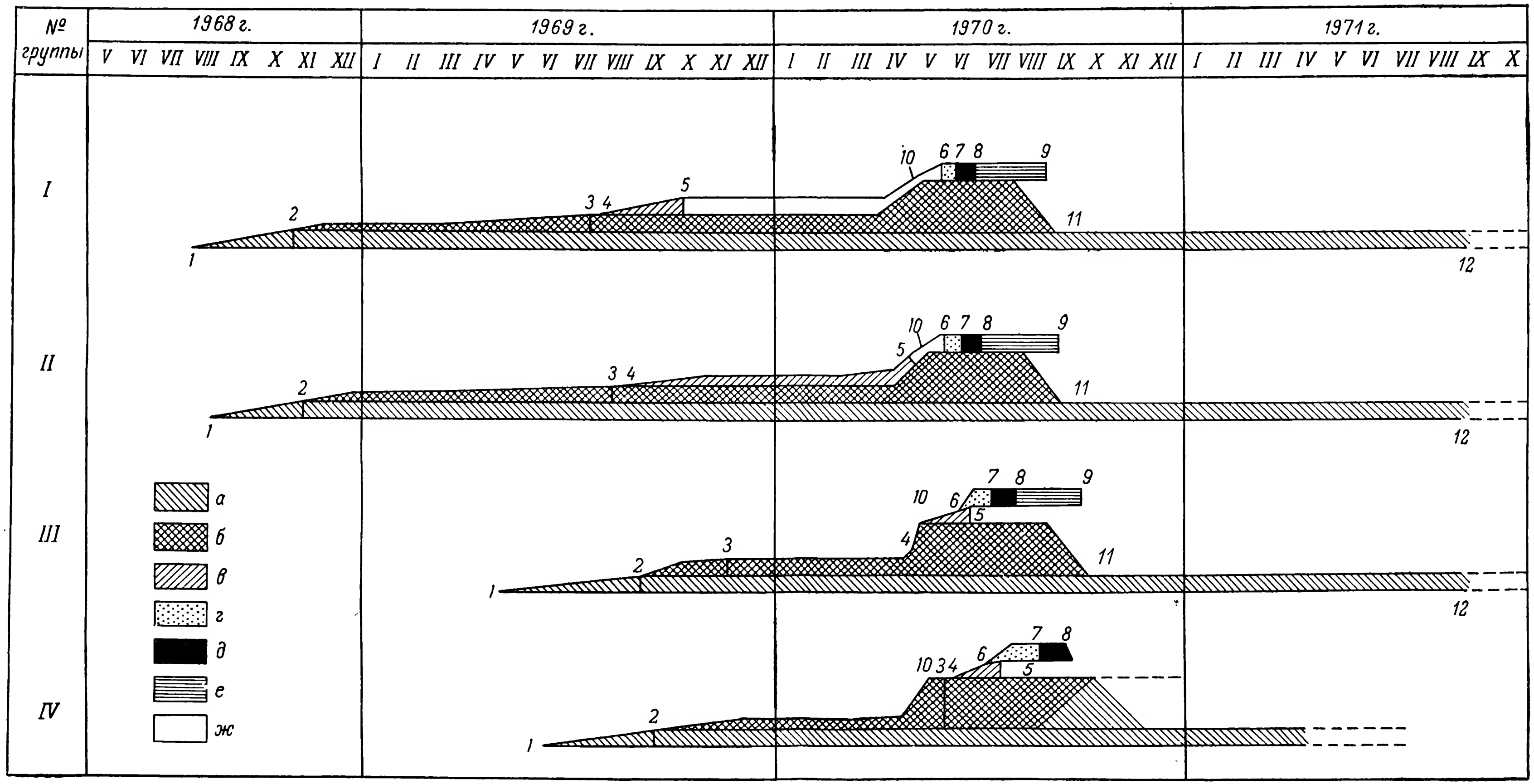


Рис. 4. Формирование и рост органов в почке возобновления и вне ее у видов лилий различных групп (цветение в 1970).

I—IV группы: *1* — заложение почки возобновления; *1—2* — период заложения низовых чешуй в почке; *2—12* период жизни низовых чешуй в луковице (*а*); *2—3* — период заложения стеблевых листьев; *3—11* — продолжительность жизни листьев до окончания вегетации (*б*); *4—5* период формирования репродуктивных органов (*в*); *5—6* — период пребывания сформированных репродуктивных органов внутри луковицы (*ж*) (у лилий III и IV групп не выражен); *6—7* — период бутонизации (*г*); *7—8* — период цветения (*д*); *10* — начало вегетации; *8—9* — период созревания семян (*е*).

их естественного распространения расположены несколько южнее, чем у видов I группы.

Виды лилий II группы по типу формирования почек возобновления по срокам и продолжительности развития органов во многом сходны с видами I группы. Основное отличие этой группы видов состоит в том, что дифференциация репродуктивных органов в почке возобновления не завершается осенью года, предшествующего цветению, так как конус нарастания цветоносного побега начинает формировать репродуктивные органы на 1.5—2 месяца позже, чем у видов I группы. Дифференциация цветков у них прерывается на различных начальных этапах формирования наступлением зимних холодов и завершается полностью только весной в год цветения. Этим объясняется более позднее цветение видов этой группы в сравнении с видами I группы.

Степень сформированности репродуктивных органов в почке возобновления перед уходом под зиму находится в прямой зависимости от погодных условий года, но формирование их полностью не завершается в год, предшествующий цветению.

Итак, у видов II группы в почке возобновления осенью года, предшествующего цветению, сформированы все вегетативные органы, а репродуктивные находятся на начальных этапах формирования. Их окончательное формирование завершается весной в год цветения, часто до начала вегетации (рис. 4, II гр.).

К III группе относятся виды лилий, цветение которых наблюдается в Ленинграде в июле. Виды этой группы наиболее многочисленны и разнообразны — *L. amabile* Palib., *L. davidii* var. *willmottiae* (Wils.) Raffill, *L. regale* Wils., *L. pardalinum* Kellogg, *L. duchartrei* Franch., *L. lankongense* Franch., *L. tsingtauense* Gilg., *L. leucanthum* Baker, *L. sargentiae* Wils. и др.

Подавляющее большинство видов III группы происходит из Северной Америки, Центрального и Западного Китая.

Морфогенез видов этой группы резко отличается от других видов.

Почка возобновления у лилий III группы закладывается не за 2 года, как у видов предыдущих групп, а за год до цветения, в мае предшествующего цветению года. Низовые чешуи формируются в течение первых 2—3 месяцев, до июля—августа. Сразу после заложения низовых чешуй на конусе нарастания начинается сперва очень медленное образование зачатков стеблевых листьев, но начиная с конца августа—сентября интенсивность листообразования сильно возрастает и к ноябрю все стеблевые листья будущего года в почке возобновления уже сформированы. Интенсивность листообразования, так же как и у видов первых двух групп, очень велика: конус нарастания за 3 месяца образует до 150 зачатков листьев.

В период заложения листьев в донце луковицы под почкой возобновления формируются новые придаточные корни.

Таким образом, перед уходом в зиму у видов III группы в почке возобновления полностью сформированы только вегетативные органы.

В зимнее время рост и формирование органов в почке практически приостанавливаются и возобновляются только весной следующего года. Весной, в конце апреля—начале мая, начинается интенсивный рост побега и вскоре он появляется над поверхностью почвы. Одновременно с ростом стебля на его конусе нарастания активно идет процесс формирования репродуктивных органов. Особенностью видов III группы является то, что формирование цветков у них происходит не внутри луковицы, в почке возобновления, а вне ее, на верхушке вегетирующего цветоносного побега. В остальном процесс дифференциации цветков у видов лилий III группы идет так же, как у видов I и II групп. Формирование цветков происходит в течение 1.5—2 месяцев. В июне бутоны уже видны на вершине цветоносного стебля, хотя формирование их еще не завершено, а в июле лилии III группы уже цветут.

В период формирования цветков на верхушке побега у его основания закладывается новая почка возобновления. Таким образом, весной у лилий III группы одновременно проходят 3 важнейших процесса — формирование репродуктивных органов, заложение почки возобновления и начало вегетации, связанное с интенсивным ростом побега. Этот период является наиболее ответственным в жизни растений и влияние неблагоприятных факторов в это время (понижение или резкие колебания температуры, избыточная влажность и т. д.) часто приводит к различным нарушениям в их цикле развития. Особенно сильно неблагоприятные погодные условия влияют на меристематическую ткань верхушки побега, где формируются цветки. Так, например, заморозки, которые в этот период часто наблюдаются в Ленинграде, иногда вызывают гибель тканей конуса нарастания, вследствие чего растения не цветут. Подобная естественная декапитация приводит часто к образованию на стеблях таких растений пазушных почек, из которых формируются бульбы. Это явление, обычно не свойственное *L. regale* и *L. leucanthum*, наблюдалось у них в 1969 г. при массовом повреждении заморозком верхушек цветоносных побегов (рис. 5).

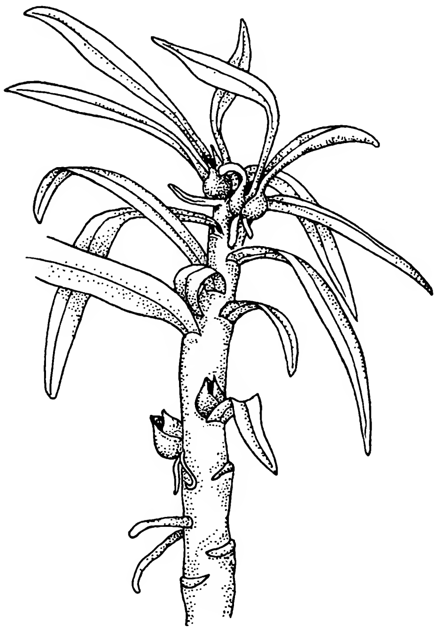


Рис. 5. Бульбы на цветоносном стебле *Lilium regale*, возникшие в результате повреждения заморозком верхушки стебля.

Иная картина наблюдается при частичном повреждении конуса нарастания. Здесь можно видеть самые разнообразные вариации, зависящие от степени повреждения и от степени сформированности цветков, подвергшихся действию неблагоприятных условий. При частичном повреждении верхушки побега до начала формирования цветков их дифференциация, задерживается на 10—15 дней. При улучшении условий дальнейший процесс идет нормально и растения цветут (рис. 6). О весеннем повреждении верхушки побега свидетельствует только уродливое утолщение у основания цветоножки.

Вследствие неблагоприятных условий в период дифференциации часто формируются уродливые цветки. Чтобы избежать подобных явлений, виды лилий III группы в период формирования цветков, в мае, следует защищать от неблагоприятных воздействий, укрывая стебли опавшим листом, еловыми лапами, полиэтиленовой пленкой и т. д. Воздействие неблагоприятных погодных условий на уже сформированные цветки не вызывает столь отрицательного эффекта.

Период формирования почки возобновления у видов лилий III группы короче, чем у видов I и II групп; от заложения почки до окончания вегетации развивающегося из нее побега проходит 17—18 месяцев. В связи с этим заметно сокращается и продолжительность жизни отдельных органов у видов III группы. Продолжительность жизни цветков, весь цикл развития которых проходит вне луковицы, составляет только 3 месяца; продолжительность жизни листьев — 12—13 месяцев, из них 7 месяцев в почке. Наибольшая длительность жизни низовых чешуй и донца — 24—36 месяцев (рис. 4, III гр.).

Как и у других групп, луковицы видов III группы составлены чешуями нескольких годовых циклов (рис. 7).

Таким образом, виды лилий III группы характеризуются тем, что в почке возобновления осенью предшествующего цветению года форми-

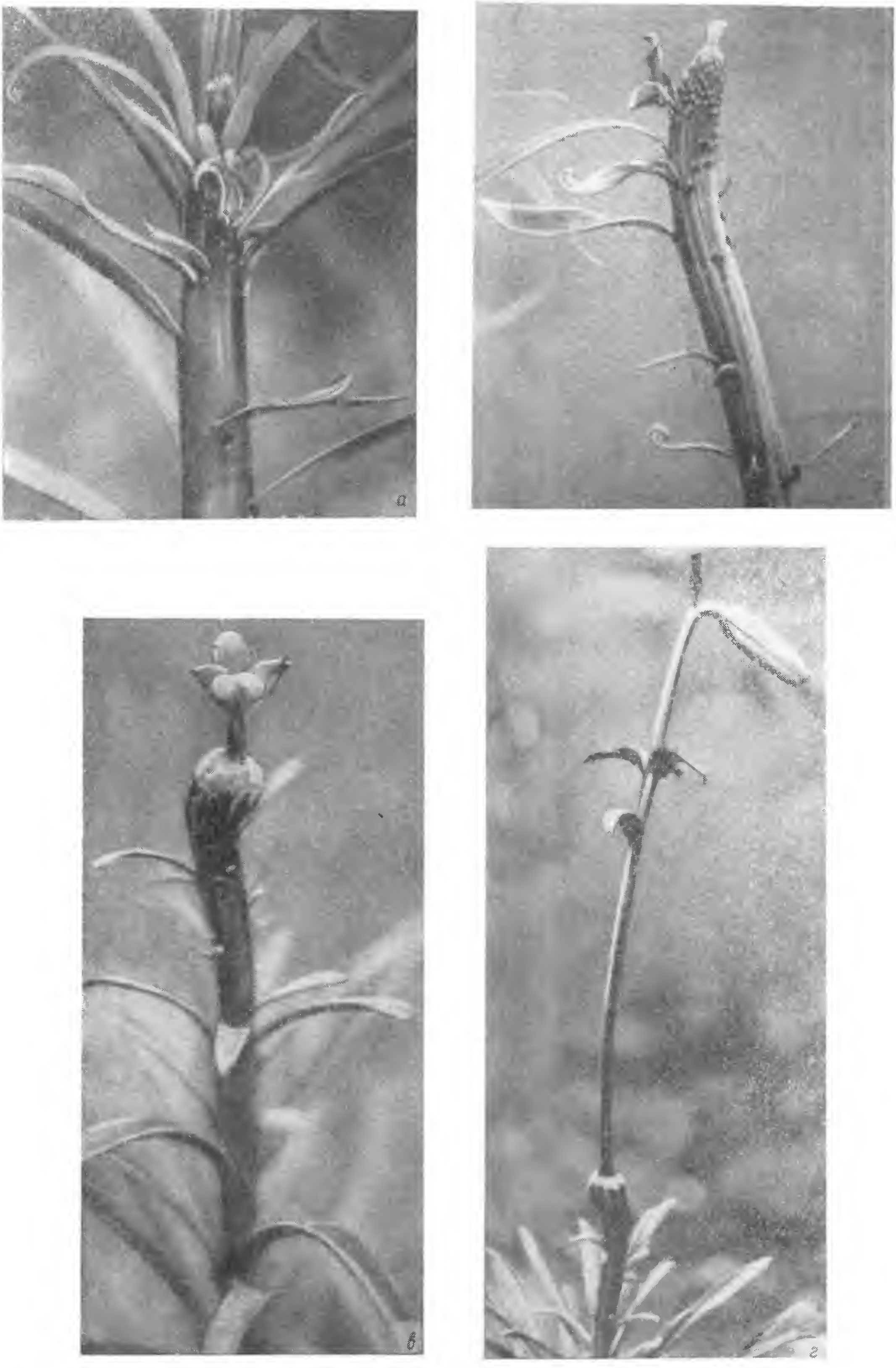


Рис. 6. Формирование **цветка у *Lilium regale*** на конусе нарастания, поврежденном **заморозком** в начале вегетации.

а — недоразвитые листья на верхушке цветоносного стебля; *б* — начало формирования цветка; *в* — цветок в стадии образования гнезд завязи; *г* — формирование цветка завершено.

руются только вегетативные органы. Репродуктивные органы формируются весной в год цветения. Весенний период для видов лилий III группы является наиболее ответственным, так как в это время активно идут процессы органообразования и роста. При выращивании этих видов лилий весной им необходимо дать полную подкормку минеральными удобрениями. Пересадка весной этих лилий не рекомендуется. В Ленинграде виды лилий III группы цветут и часто плодоносят, но весной, как уже отмечалось, их необходимо оберегать от заморозков.

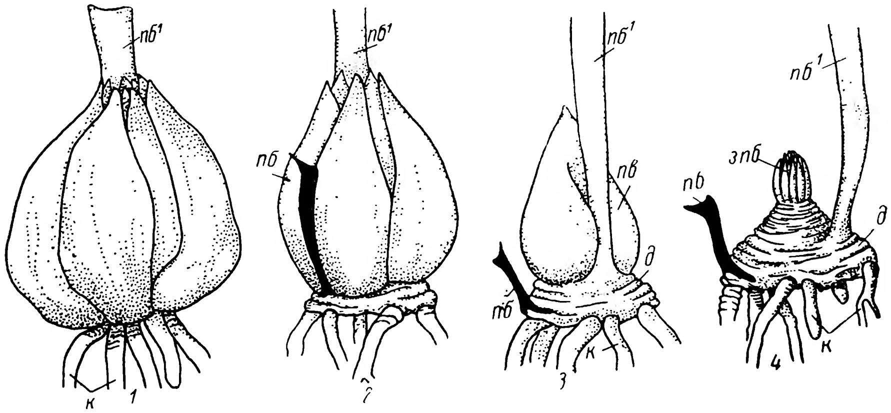


Рис. 7. Строение луковицы *Lilium regale* (ноябрь, 1970 г.).

1 — общий вид луковицы; 2 — та же луковица после снятия наружных низовых чешуй прошлого года; 3 — почка возобновления, низовые чешуи луковицы удалены; 4 — зачаток побега (*зпб*) в почке возобновления (наружные чешуи почки удалены). Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

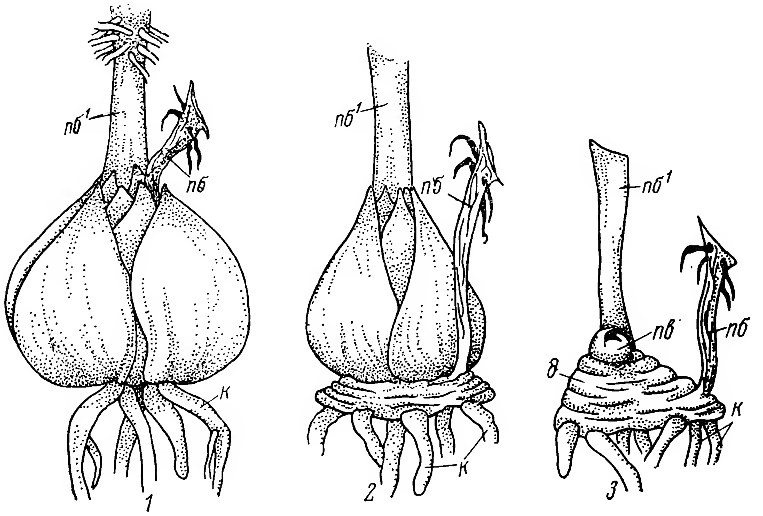


Рис. 8. Строение луковицы *Lilium henryi* в период заложения почки возобновления (июнь, 1970).

1 — общий вид луковицы; 2 — та же луковица после снятия наружных низовых чешуй прошлого года; 3 — почка возобновления (все чешуи луковицы удалены). Обозначения те же, что на рис. 3 и 7.

IV группа объединяет лилии, цветущие в Ленинграде в конце лета — в августе—сентябре. Это в основном виды, происходящие из южных районов ареала рода — Японии, Южного Китая, Индии: *L. auratum* Lindl., *L. speciosum* Thunb., *L. leichtlinii* Baker, *L. maximowiczii* Regel, *L. henryi* Baker, *L. tigrinum* Ker-Gawl., *L. longiflorum* Thunb. и др.

Почка возобновления у лилий IV группы закладывается в луковице летом, обычно в июне, за год до цветения. В течение летних и осенних месяцев в ней формируются низовые чешуи и только часть стеблевых листьев. В таком состоянии почка уходит под зиму, и только весной, с повышением температуры, процесс формирования стеблевых листьев возобновляется. Процесс формирования листьев в весенне-летний период проходит одновременно с интенсивным ростом побега и началом вегетации и заканчивается в июне.

В период формирования листьев на верхушке побега в донце под почкой возобновления образуются придаточные корни.

После завершения формирования листьев, через 1—1.5 месяца после начала вегетации растений, 5—10 июня, у видов лилий IV группы начинается формирование цветков. Как и у видов III группы, цветки образуются на верхушке побега, вне луковицы, но в отличие от них, на 30—40 дней позже. В это время заморозков в Ленинграде почти никогда не бывает, и лилии IV группы, таким образом, как бы ускользают от их пагубного влияния. Завершается формирование цветков обычно через 1.5—2 месяца, и в августе—сентябре растения зацветают.

В период начала — дифференциации цветков у основания побега закладывается новая почка возобновления, в которой начинается интенсивное формирование низовых чешуй (рис. 8).

В связи с тем, что в почке возобновления видов IV группы осенью предшествующего цветению года формируется только часть вегетативных органов, а завершается ее формирование летом, в год цветения, сроки и продолжительность фенофаз увеличиваются в сравнении с видами других групп. Так, например, цветение их наблюдается на 60—75 дней позже, чем у видов I группы, а период бутонизации составляет 50—60 дней, вместо 15—25, как у видов I группы.

Период вегетации у видов IV группы очень длительный. Как уже отмечалось, их вегетация в Ленинграде не завершается, а прерывается обычно в период окончания цветения наступлением заморозков. Естественно, что плоды и семена у этих видов в условиях Ленинграда в открытом грунте не только не созревают, но часто не успевают завязаться. Погодные условия обычно не нарушают морфогенетические процессы у видов IV группы, но влияют на сроки и продолжительность дифференциации органов, в первую очередь репродуктивных. Это приводит или к более раннему, или более позднему, чем обычно, цветению этих лилий. В отдельные годы при неблагоприятных погодных условиях лета растения IV группы так поздно зацветают, что уходят под снег с цветками и бутонами. По данным за 8 лет, колебания в сроках начала цветения у видов лилий этой группы составили 45 дней. Поскольку вегетация видов лилий IV группы прерывается, трудно точно определить продолжительность жизни органов растения. Но можно отметить, что по продолжительности периода формирования почки возобновления и длительности жизни отдельных органов виды лилий IV группы более сходны с видами III группы (рис. 4, IV гр.).

Таким образом, для видов лилий IV группы характерно то, что в почке возобновления осенью предшествующего цветению года формируется только часть вегетативных органов. Завершение формирования вегетативных органов и формирование репродуктивных органов наблюдается у них в год цветения.

Виды лилий IV группы в Ленинграде обычно хорошо цветут, но не плодоносят. Их вегетация часто прерывается в фазе окончания цветения наступлением осенних заморозков. Незавершенность вегетации сказывается на ежегодном приросте луковиц, который из года в год будет уменьшаться, если не проводить соответствующих агротехнических мероприятий. При выращивании лилий IV группы наибольший эффект дает внесение азотных удобрений весной и калийно-фосфорных летом, в июне, перед началом дифференциации цветков.

Итак, изучение морфогенеза 35 видов лилий, интродуцированных в Ленинград, показало, что годичный ритм развития этих растений неодинаков. Все изученные виды могут быть подразделены на 4 группы.

Виды каждой группы характеризуются общностью географического происхождения и типом формирования почки возобновления (сходством сроков формирования и продолжительности жизни отдельных органов). Выявление биологических особенностей лилий дает возможность объяснить ряд явлений, наблюдаемых у них, и разработать рациональные приемы выращивания этих растений в новых условиях произрастания.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. (1961). Развитие луковичных и клубнелуковичных растений в связи с их интродукцией. Морфогенез растений, 2. — Артюшенко З. Т. (1970). Амариллисовые СССР (морфология, систематика и использование). — Ахвердов А. А. (1956). Биология некоторых декоративных геофитов флоры Армении. Бюлл. Бот. сада АН Арм. ССР, 15. — Баранова М. В. (1961). Морфогенез луковицы гиацинта. В сб.: Морфогенез растений, 2. — Баранова М. В. (1965). Гиацинт (систематика, сорта, морфогенез, культура). — Бочанцева З. П. (1962). Тюльпаны (морфология, цитология и биология). — Бочанцева З. П. (1963). К морфологии и биологии представителей родов петилиум, корольковия и ринопеталум. В сб.: Интродукция и акклиматизация растений, 2. — Попова Т. А. (1965). Биолого-морфологическая характеристика лилиецветных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 17. — Прозина М. Н. (1949). Зимний рост у *Ornithogalum umbellatum* L. ДАН СССР, 64, 6. — Родионенко Г. И. (1961). Род Ирис — *Iris* L. (вопросы морфологии, биологии, эволюции и систематики). — Силина З. М. (1953). Культура тюльпанов в Ленинградской области. Тр. БИН АН СССР, сер. VI, 3. — Скрипчинский В. В. и Вл. В. Скрипчинский. (1965). Годичные циклы морфогенеза некоторых видов лилейных Ставрополья и их значение для теории онтогенеза. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 70, 1. — Устинова Е. И. (1949). Ритм развития конуса нарастания в луковицах пролески (*Scilla sibirica* L.) в осенне-зимнее время. ДАН СССР, 64, 6. — Blaauw A. H. (1924). The result of the temperature during flowerformation for the whole Hyacinth. — Hartsema A. M. a. F. F. Leupen. (1942). Orgaanvorming en periodiciteit van *Amaryllis belladonna* L. Mededelingen Landbouwhoogeschool, Wageningen, 46, 4. — Krijthe N. (1938). Le development des bourgeons de quelques vegetaux replantes au printemps. Le *Dahlia* 'Miganon' et la *Lilium regale*. Mededelingen Landbouwhoogeschool, Wageningen, 42, 3. — Krijthe N. (1940). De Ontwikkeling der Knoppen van enkele voorjaarsgewassen (*Galtonia candicans* Decne. en *Anemone coronaria* L.). Mededelingen Landbouwhoogeschool, Wageningen, 44, 6. — Rivière S. (1963). Étude ontogenique du meristeme vegetatif et de sa transformation lors de l'edification de l'inflorescence, chez le *Lilium candidum* L. (Liliacees). C. R. Acad. Sci., 257, ser. D, 21—23. — Rivière S. (1969). Organisation et fonctionnement du meristeme apical des caieux du bulbe du *Lilium candidum* L. (Liliacees). C. R. Acad. Sci., 268, ser. D, 5. — Tsin-Tze-Chan. (1952). The development of the *Narcissus* plant. The Daffodil and Tulip year book, 1951—1952, London. — Zawadzka Z. (1964). Rozwój wierzcholka pedu *Lilium regale* Wils. Acta Agrobotanica, 16.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 24 II 1971).

SUMMARY

The morphogenesis of 35 species of lilies, introduced in Leningrad, has been studied. All the species were divided into 4 main groups according to the rhythm of development. Species of each group are characterized by similarities of types of the terminal bud formation, terms of its laying, lifetime of separate organs and community of geographical origin.

As the result of studying morphogenesis such phenomena have been explained as the absence of flowering of lilies in certain years, formation of bulblets on the stems of the species, with which it does not occur usually, and the generation of deformed flowers. Methods of breeding are proposed, based on the data of morphogenesis.

УДК 581.145.2 : 581.442 : 581.824: 582.739

Е. А. Кондратьева-Мельвиль

ВЛИЯНИЕ РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ ПЛОДА НА ПРОВОДЯЩИЕ ПУЧКИ СТЕБЛЯ *VICIA FABA* L.

С 2 рисунками

H. A. KONDRATIEVA-MELVILE. ON THE INFLUENCE OF THE DEVELOPING BEAN IN THE STEM BUNDLES OF *VICIA FABA* L.

Изучалась проводящая система околоплодника, плодоножки, оси соцветия и следа соцветия в стебле *Vicia faba* L. со времени заложения соцветия до образования зрелых плодов. Установлено, что плодолистики, подобно молодому листу, стимулируют развитие проводящих тканей в осевых органах. Во время образования боба, особенно в начале его формирования, усиливается деятельность камбия в пучках оси соцветия и стебля, включающих след соцветия. При дальнейшем развитии плода вторичный рост во всех этих пучках ослабевает и прекращается при созревании семян.

При изучении строения однолетних двудольных в онтогенезе мы заметили, что у некоторых растений, в частности из сем. Бобовых, во время формирования плодов усиливается деятельность камбия в стебле.

В связи с этим у *Vicia faba* было изучено развитие проводящей системы оси соцветия, следа соцветия в стебле, околоплодника и плодоножки со времени заложения соцветия до образования зрелых плодов.

Отрезки стебля, протяженностью от седьмого до десятого узла, были взяты в разные сроки развития соцветий — во время их заложения, образования бутонов, цветков и плодов. Анатомический анализ проведен на серии поперечных и на продольных срезах (сделанных от руки) через стебель в зоне узла, ось соцветия, цветоножку, плодолистик и позднее через плодоножку и околоплодник. Срезы окрашивали метиленовой синью и сафранином.

Первое соцветие возникает у десятидневного растения после заложения 6—7-го листа; при дальнейшем нарастании побега в каждом узле образуется зачаток соцветия. Бутонизирующие соцветия вместе с кроющими листьями появляются на стебле трехнедельного растения.

В соцветии закладывается от трех до шести цветков, но развивается большей частью три-четыре цветка. Их заложение происходит по симподиальному типу; ось соцветия имеет коленчатый вид, так как состоит из осей разных порядков и каждая из них заканчивается цветком. Таким образом, соцветие *V. faba* является, по существу, не кистью, но кистевидным (рис. 1).

В начале развития соцветия его след намечается в меристематическом кольце верхушки стебля в виде тяжей флоэмы, ответвляющихся от флоэмы листовых следов. След бутонизирующего соцветия (рис. 2, *IV*, *a*) представлен пучками, образованными в основном первичными тканями, но в них уже появился камбий. Некоторые пучки состоят только из первичной флоэмы.

В узле пучки следа соцветия располагаются подобно пучкам следа вегетативной ветки. Так как соцветие находится не в середине пазухи листа, а сбоку, против одного из прилистников, пучки следа соцветия расположены по сторонам веточной щели асимметрично по отношению к листовому следу (рис. 1 и 2, *IV*, *а*).

След соцветия распространяется из стебля через узел в ось соцветия. Ответвления проводящих пучков оси соцветия направляются к цветкам.

В околоцветнике и в тычиночной трубке проводящие пучки довольно слабо развиты, но в пестике, среди еще очень молодых тканей плодолистика, выделяются проходящие вдоль спинного и брюшного шва три сравнительно крупных пучка — средний и два краевых (рис. 2, *I*, *б*). Находящиеся между ними едва различимые мелкие пучки состоят из прокамбия и инициалей флоэмы. Средний и краевые пучки образованы сравнительно хорошо развитыми первичными тканями. Флоэмы в них больше, чем ксилемы; она включает ситовидные трубки и клетки-спутники, но в основном образована лубяной паренхимой, более ранние клетки которой заметно вакуолизированы и разрослись. Ксилема содержит немногочисленные мелкокалиберные спиральные сосуды.

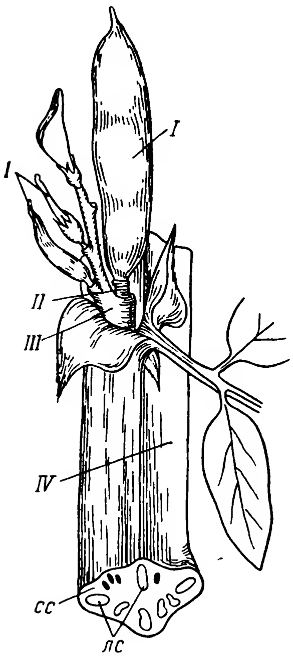


Рис. 1. Участок стебля *Vicia faba* L. в зоне узла с соцветием.

I—*IV*—уровни срезов: *I* — плодолистик и околоплодник, *II* — цветоножка и плодоножка, *III* — ось соцветия, *IV* — стебель под узлом; *лс* — пучки листового следа; *сс* — пучки следа соцветия.

Строение цветоножки и оси соцветия во время цветения сходно со строением молодого стабля (рис. 2, *II*, б; *III*, б). Некоторые пучки состоят еще только из первичных тканей. В других пучках происходит активный вторичный рост с преимущественным образованием флоэмы. Пограничная с камбием ксилема содержит много широкополостных сосудов, а флоэма — много ситовидных трубок и клеток-спутников. Элементы первичного луба разрастаются, их оболочки утолщаются и начинают одревесневать.

В следе соцветия с распустившимися цветками пучки значительно крупнее, чем в следе бутонизирующего соцветия, так как в них усиливается вторичный рост. Поэтому под узлом бóльшая их часть входит в состав синтетических пучков (рис. 2, *IV*, *б*). Трех-пятирядная камбиальная зона в следе соцветия образует специализированные компоненты ксилемы и флоэмы.

После отцветания разрастается проводящая система плодолистика, превращающегося в околоплодник, но ткани его долго продолжают оставаться молодыми и паренхима сохраняет хлоропласты.

Во время развития боба, а у *V. faba* он вырастает в длину до 7—10 см, происходит вторичный рост в околоплоднике, в оси соцветия, а также в следах соцветия в стебле. В начале формирования плода камбий в них более активен и образует сетчатые и точечные сосуды, ситовидные трубки, клетки-спутники и долго не одревесневающую паренхиму. Позднее камбий производит преимущественно ксилему, сначала с малым содержанием в ней сосудов, а затем ксилему, состоящую главным образом из быстро одревесневающих волокон.

В околоплоднике молодого боба длиною 2 см (рис. 2, *I*, *в*) в крупных жилках еще продолжается прирост флоэмы (со всеми ее компонентами) и ксилемы, содержащей широкополостные сосуды и неодревесневшую паренхиму. В первичных проводящих тканях наступают изменения — элементы первичного луба разрастаются, их оболочки значительно утолщаются, а сосуды первичной ксилемы разрушаются.

В плодоножке и в оси соцветия, несущих молодые бобы, образуется непрерывная двух-четырехрядная деятельная камбиальная зона, и проводящая система приобретает кольцевое строение (рис. 2, *II, в, III, в*).

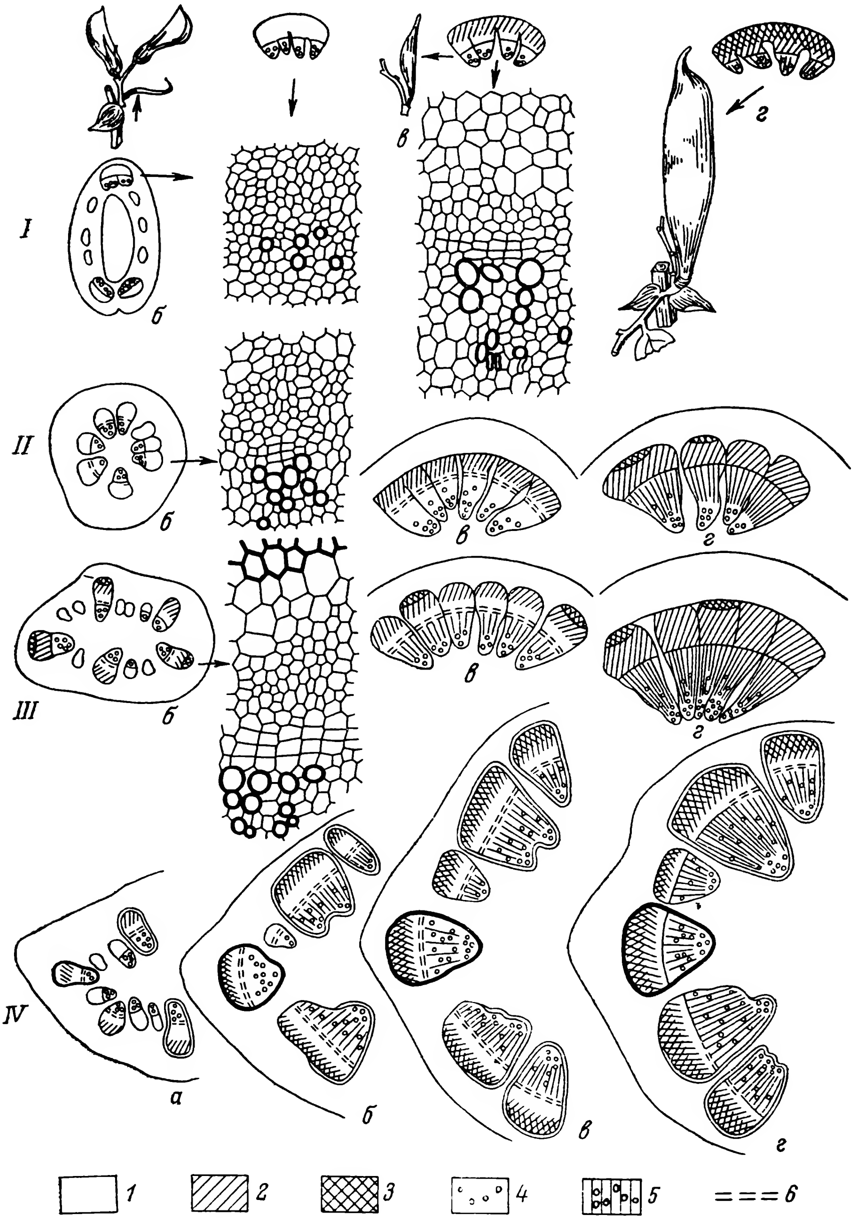


Рис. 2. Развитие проводящих пучков околоплодника и его следа в оси соцветия и в стебле *Vicia faba* L.

В горизонтальных рядах рисунка поперечные срезы: *I* — плодолистик и околоплодник; *II* — цветоножка и плодоножка; *III* — ось соцветия; *IV* — стебель под узлом соцветия в разных фазах развития: *а* — с бутонами; *б* — с цветками; *в* — с молодыми бобами; *г* — со зрелыми бобами; *1* — молодая флоэма; *2* — неодревесневшая флоэма с утолщенными оболочками; *3* — одревесневшая флоэма; *4* — неодревесневшая первичная и вторичная ксилема; *5* — одревесневшая ксилема; *6* — камбий. Листовые следы обведены *толстой* линией; следы соцветия — *тонкой* линией, синтетические пучки — *двойной* линией.

Прирост ксилемы в ней больше, чем флоэмы, но уже не образуются сосуды, и молодая ксилема состоит из тонкостенных неодревесневших клеток, многие из них с ядрами.

В это время камбий еще более деятелен в следе соцветия (рис. 2, *IV, в*). Размеры синтетических пучков, содержащих след ветки с молодыми бобами, сильно увеличились. Вновь образованная в следе соцветия ксилема содержит сосуды меньшего диаметра, чем в остальной части синтетического пучка, и одревесневает слабее. Пограничная с камбием флоэма имеет вполне жизнедеятельный вид, но оболочки ее компонентов утолщены. Первичная флоэма превращается в одревесневшую механическую ткань.

Во время дальнейшего разрастания плода ослабевает деятельность камбия в оси соцветия и в его следе. В ксилеме и флоэме возрастает содержание физиологически инертных структур — волокон и усиливается одревеснение.

В околоплоднике зрелого боба уже нет камбия (рис. 2, *I, г*). Вся флоэма становится толстостенной и большая ее часть одревесневает, так же как последняя по времени ее образования ксилема.

В плодоножке и в оси соцветия тоже нет вторичного роста (рис. 2, *II, г*; *III, г*).

Многие элементы флоэмы еще живые; как и в околоплоднике, она становится толстостенной, но одревесневают сравнительно небольшие участки первичной флоэмы. Ксилема почти вся одревесневает; неодревесневшей остается лишь паренхима первичной и ранней вторичной ксилемы. Тонкостенная древесина, отложенная камбием в период разрастания молодого боба, превратилась в толстостенные одревесневшие волокна, как и широкий ее прирост за последние две недели. Одревеснение распространяется также на лучи и на сердцевину.

В стебле под узлом плодоносящей ветки синтетические пучки, включающие ее след, выделяются более крупными размерами по сравнению с другими пучками на этом же уровне стебля (рис. 2, *IV, г*). Образовавшийся за время созревания боба очень широкий прирост ксилемы состоит почти исключительно из сильно одревесневших волокон. Луб на границе с камбием еще живой, но большая его часть превратилась в одревесневшую механическую ткань. Камбий в следе плодоносящей ветки со зрелыми плодами исчезает, тогда как в других синтетических пучках стебля он еще сохраняется.

В тех соцветиях, где плоды не завязались, ось соцветия остается тонкой и ее строение сходно с бутонизирующим соцветием, т. е. проводящая система пучковая и вторичный рост слабый. В стебле под узлом такого соцветия с опавшими цветками отсутствует разрастание синтетических пучков, включающих его след.

Обсуждение и выводы

Многие ткани плодолистика, в частности прокамбий, субэпидермальные клетки (в дальнейшем — пергаментный слой околоплодника у бобовых) меристематичны (Александров, 1954). Наличие в завязи семезачатков и плацент увеличивает комплекс ее меристематических тканей (Савченко, 1958). Естественно, что плодолистики, подобно молодым еще меристематичным листьям, стимулируют развитие проводящих тканей в осевых органах.

Развитие следа плодолистика в цветоножке и в оси соцветия сходно с развитием листового следа молодого листа, а развитие в стебле следа соцветия сходно с развитием веточного следа растущей вегетативной ветки.

При формировании следа плодолистика и следа соцветия в них, как и при формировании листового следа, флоэма появляется до ксилемы и развивается как продолжение флоэмы ранее возникающих пучков стебля. В следах плодолистика и соцветия (до появления на нем плодов) образуется относительно больше первичной и вторичной флоэмы, чем в листовом следе. Подобно тому как в листовом следе деятельность камбия усиливается в период развертывания листа, так и в проводящих пучках оси соцветия и в следе соцветия вторичный рост усиливается во время разрастания плодолистика, при превращении его в околоплодник.

Развивающийся боб оказывает стимулирующее влияние на деятельность камбия в пучках оси соцветия и в синтетических пучках стебля, включающих след соцветия с растущими плодами. Это влияние сильнее в начале формирования боба. Вторичный рост продолжается и во время дальнейшего разрастания боба, но за счет инертных структур — волокон ксилемы. Деятельность камбия в данном случае отзывается на изменение содержания в развивающемся плоде физиологически активных веществ. Известно, что после оплодотворения семяпочек и в начале формирования семян и плодов в них повышается количество свободных и связанных ростовых веществ, исчезающих при созревании (Зёдинг, 1955; Полевой, 1969). С этими данными согласуются результаты анатомического анализа *Vicia faba*: в околоцветнике зрелого боба камбия уже нет, вторичный рост в оси соцветия прекращается, а в следе соцветия резко ослабевает. Вместе с тем в них усиливаются процессы старения — одревеснение ксилемы и превращение флоэмы в механическую ткань.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1954). Анатомия растений. — Зёдинг Г. (1955). Ростовые вещества растений. — Полевой В. В. (1969). Физиология и биохимия действия ауксина и гиббереллина. Автореф. докт. диссерт. — Савченко М. И. (1958). К познанию морфологической сущности семяпочки. Пробл. бот., III.

Ленинградский
государственный университет.

(Получено 18 XII 1970).

SUMMARY

The developmental studies of vascular tissues of carpel, axis inflorescence and its trace in the stem of *Vicia faba* L. have been carried out. It was stated that, like a young leaf, the carpel stimulates differentiation of vascular tissues in axial organs. The development of the carpel trace is similar to that of a leaf trace, as well as the development of the inflorescence trace is similar to that of a vegetative branch trace. Secondary growth begins to increase in these bundles at the time of development of bean, especially at the beginning of its growth. While fruit ripening the secondary growth is ceasing in the carpel and in its trace in the inflorescence axis and is decreasing in the stem bundle, which contains the axis inflorescense trace.

[УДК 581.14 : 582.03.035+582.03.036]

А. К. Федоров

О РЕАКЦИЯХ РАСТЕНИЙ НА ЯРОВИЗАЦИЮ

С 4 рисунками

A. K. FEDOROV. THE REACTION OF PLANTS ON THE «YAROVIZATION»

Автор считает, что яровизация не является строго обязательным этапом в развитии хлебных злаков и многолетних трав. Растения двуручки и яровые при весеннем посеве цветут и плодоносят, не проходя яровизации. Озимые в искусственных условиях при беспрерывном относительно интенсивном освещении (около 50—70 тыс. лк) также могут выколашиваться при высоких температурах без яровизации. В результате прохождения яровизации у растений утрачивается способность к приспособительной задержке развития в определенных световых условиях (у двуручек на коротком дне, у озимых — на коротком и длинном). Характер реакций растений на яровизацию зависит от их реакции на свет.

Реагируют на яровизацию растения обычно в той фазе развития, на которой они задерживаются; одни из них в это время имеют еще недифференцированный конус нарастания, другие — в той или иной степени сформированные зачаточные соцветия.

Еще более 100 лет тому назад было установлено (Klippart, 1858), что озимая пшеница, посеянная весной наклюнувшимися семенами, которые выдерживались зиму в слегка примороженном состоянии, выколашивается. В опыте Д. Н. Прянишникова в 1899 г. (Прянишников, 1965) озимая пшеница и рожь, высеянные в феврале и находившиеся во время фазы кущения (в марте) в тающем снегу, выколосились. Гасснер (Gassner, 1918) показал, что озимые хлебные злаки на раннем этапе развития нуждаются в низких температурах. Изучением этого явления в нашей стране занимался ряд исследователей (Максимов, Пояркова, 1925; Лысенко, 1928, 1935, 1952; Толмачев, 1929; Максимов, Кроткина, 1930, и др.).

Т. Д. Лысенко показал, что озимые хлебные злаки выколашиваются при весеннем посеве, если их сеять семенами, предварительно выдержанными в наклюнувшемся состоянии при пониженных температурах, например в снегу. Эти факты (в основном) и послужили ему для формулировки теории стадийного развития растений. Однако начиная с появления и до последнего времени теория стадийного развития, и в частности ее положение об обязательности стадии яровизации для всех растений, неоднократно подвергалась критике. Так, ряд исследователей (Васильев, 1939; Скрипчинский, 1956; Чайлахян, 1958; Pugsley, 1965, и др.) считают, что многие яровые растения не имеют стадии яровизации, так как они не реагируют на нее ускорением развития.

Имеются указания на выколашивание озимой ржи в условиях непрерывного освещения без предварительной яровизации при низкой температуре (Чайлахян, 1933). Кроме того, было показано, что многие растения — хлебные злаки, многолетние кормовые травы, колокольчик и др. (Лебединцева, 1933; Purvis, 1934; Purvis, Gregory, 1937; Wellensiek, 1960; Krekule, 1961; Разумов, 1961; Никифоров, 1962; Бабенко и др., 1968; Федоров, 1968, и др.) могут плодоносить на длинном дне без длительного охлаждения после предварительного выращивания в условиях короткого дня (8—10 часов). В опытах Велленсика (Wellensiek, 1960) для зацветания колокольчика *Campanula medium* необходимо было воздействие коротким днем на протяжении 4 недель или выращивание при низких температурах в течение такого же времени. Короткий день и низкая температура дали один и тот же результат — обусловили способность растений к цветению. Однако такое действие короткого дня не проявляется при низких температурах 0—+2° и при относительно высоких температурах, выше 20° (Peterson, Loomis, 1949; Wellensiek, 1960; Разумов, 1961; Федоров, 1963).

Далеко не все виды и даже сорта одного вида, например мягкой пшеницы, реагируют подобным образом на короткий день. Так, в опытах В. И. Бабенко и др. (1968) озимая пшеница Безостая-1 в отличие от других сортов не выколосилась после предварительного выращивания на коротком дне. У этой пшеницы под влиянием короткого дня рост задерживается слабее, чем у других сортов. Возможно, что короткий день оказывает влияние на развитие растений через изменение темпов их роста.

До сих пор нет еще единого мнения о характере процессов, проходящих у растений при коротком дне и низких температурах. Ряд исследователей склоняется к тому, что короткий день и низкие температуры действуют на разные физиологические механизмы (Wellensiek, 1960; Picard, 1968, и др.). Другие считают, что при кортком дне проходит яровизация, т. е. тот же процесс, что и при низкой температуре (Разумов, 1961; Бабенко и др., 1968). Лишь одно установлено точно: как при низких температурах, так и при коротком дне значительно снижается интенсивность роста, что, вероятно, и является одним из условий протекания процесов, в результате которых растения становятся способными к переходу в генеративную фазу.

До последнего времени в литературе отсутствовали сведения о реагировании растений двуручек на яровизацию. Много неясного и противоречивого было так же в отношении реакций многолетних трав на яровизацию.

Таким образом, оставались нерешенными следующие вопросы: 1) является ли процесс яровизации обязательным этапом в жизни растений всех типов развития; могут ли растения плодоносить, не проходя процессов яровизации? 2) реагируют ли яровые растения на яровизацию и проходят ли они ее при обычном весеннем повесе? 3) как реагируют на яровизацию растения двуручки?

В данной работе мы попытаемся дать ответы на указанные вопросы.

Материал и методика

В качестве объектов исследования было использовано свыше 50 сортов растений разных видов различных по типу развития (озимые, яровые и двуручки): пшеницы (*Triticum aestivum* L.), ячмени (*Hordeum sativum* L.), многолетние кормовые травы — овсяница луговая *Festuca pratensis* Huds., ежа сборная — *Dactylis glomerata* L., полевица белая — *Agrostis alba* L., райграс пастбищный — *Lolium perenne* L., клевер красный, позднеспелый и раннеспелый — *Trifolium pratense serotinum* Bobr. comb. n. и *T. pratense praecox* Bobr. comb. n., костер безостый — *Bromus inermis* Leyss., люцерна посевная — *Medicago sativa* L., тимофеевка луговая — *Phleum pratense* L., райграс высокий — *Arrhenatherum elatius* (L.) M. et K. и др.

Яровизация проводилась в наклюнувшихся семенах и в зеленых растениях, достигших разных фаз развития. Растения яровизировались в естественных полевых условиях и в искусственных (контролируемых). Посев проводили в разные сроки и при различном световом режиме. Кроме обычных фенологических наблюдений, вели наблюдения за развитием конуса нарастания (точки роста); в частности, отмечали дату дифференциации конуса нарастания[1] на колосковые бугорки, переход из вегетативной фазы в генеративную.

Результаты и обсуждение

Анализ данных, полученных нами при изучении развития растений двуручек и особенно гибридов первого поколения от скрещивания озимых сортов с двуручками, позволил сделать предположение о возможности плодоношения озимых растений при определенном световом режиме без прохождения яровизации (Федоров, 1959). Это предположение подтвердилось при выращивании озимых пшениц, ржи, ячменя и многолетних кормовых трав при искусственном непрерывном освещении интенсивностью около 50—70 тыс. лк и более. В этих условиях все растения дружно выколашивались в более или менее обычные сроки при температуре 20° и выше (табл. 1), тогда как в условиях естественного летнего дня (не говоря уже о зимнем), а также при искусственном укороченном дне, эти озимые растения оставались в фазе кущения (рис. 1).

ТАБЛИЦА 1

Выколашивание озимых растений в условиях интенсивного непрерывного освещения при температуре 20° и выше (посев 14 апреля 1963 г.)

Сорт	Дата колошения	Продолжительность периода от появления полных всходов до выколашивания (в днях)
Озимые пшеницы		
Банкути-1201	7 VIII	77
Безостая-1	6 VII	76
Кооператорка	20 VII	90
159	27 VI	67
Московская-2453	18 VIII	119
ППГ-186	15 VIII	116
Дюрабль	16 VIII	117
Лютесценс-329	18 VIII	119
Туле-II	2 IX	134
Озимая рожь		
Вятка Московская	28 V	68

Как видно из данных, приведенных в табл. 1, все озимые сорта в условиях непрерывного освещения выколосились, в том числе и такой сорт озимой пшеницы, как Туле-II, которая имеет наиболее длинный период яровизации (Разумов, 1961).

Подобные опыты повторялись в течение нескольких лет, причем посев проводился в разное время года (весной, летом, осенью и зимой). Во всех вариантах опытов были получены сходные результаты — все озимые сорта выколашивались при высоких температурах без прохождения яровизации.

Подобные же опыты были проведены и с многолетними озимыми злаками. Результат получен такой же — озимые многолетние выколашивались при интенсивном освещении без предварительной яровизации при низких температурах. Так, в одном из опытов многолетние травы, помещенные в условия непрерывного освещения в фазе кущения, выколосились (овсяница луговая через 38 дней, полевица белая через 35 дней, лисохвост луговой через 34 дня и т. д.).

---

[1] Под дифференциацией конуса нарастания в статье подразумевается его переход в генеративную фазу (вытягивание, увеличение числа сегментов и т. д.). Термин этот нельзя признать удачным, так как конус нарастания в вегетативной фазе тоже в известной мере дифференцирован. Однако мы считаем возможным сохранить этот термин за отсутствием другого, более подходящего.

Позднее подобные же данные были получены во Франции в фитотроне (в местности Жир-Сюр-Иветт) в опыте с озимым многолетним растением *Geum urbanum* L. Гравилат зацвел при непрерывном освещении интенсивностью 70 тыс. лк, т. е. при такой же интенсивности света, как и в наших опытах, без предварительной яровизации (Chouard, Tran Than Van, 1964).

Допустить, что растения проходили яровизацию при высоких температурах, вряд ли возможно. Очевидно, при интенсивном непрерывном освещении растения плодоносили без яровизации. На это указывают и наши опыты с озимой пшеницей Московской-2453. Растения, которые находились при непрерывном интенсивном освещении (30 дней), и растения, находившиеся на естественном дне (также 30 дней), переносились для яровизации в условия низких температур. Оказалось, что растениям, развивавшимся при интенсивном освещении, потребовалась яровизация, не меньшая по продолжительности, чем растениям, находившимся при естественном освещении. Между тем, если бы растения при непрерывном интенсивном освещении выколашивались в результате яровизации, им потребовалась бы менее длительная яровизация, чем растениям, развивавшимся при естественном освещении, так как во время пребывания на непрерывном освещении они должны были бы частично прояровизироваться.

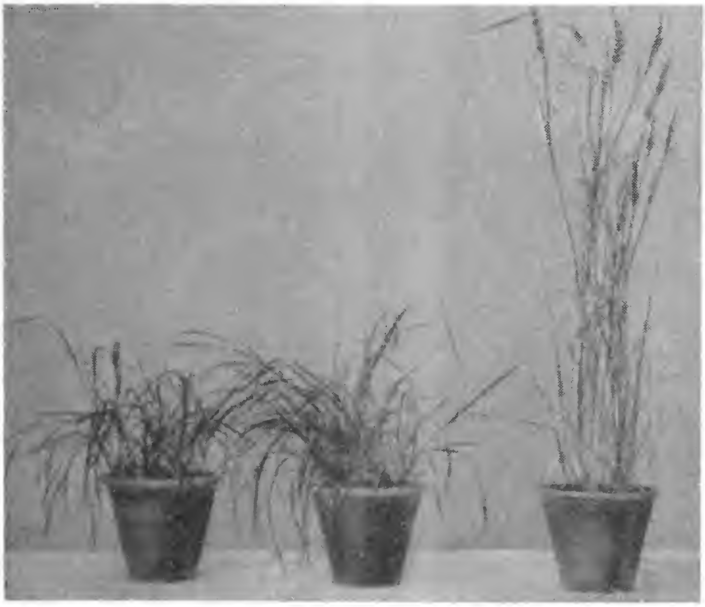


Рис. 1. Растения из неяровизированных семян озимой пшеницы Лютесценс-329, выращивавшиеся в теплице в разных условиях.

Слева — естественное летнее освещение; *в середине* — непрерывное освещение естественное+дополнительное от ламп накаливания интенсивностью около 5 тыс. лк; *справа* — непрерывное освещение с интенсивностью около 50—70 тыс. лк. Растения выколосились.

В другом опыте во время яровизации при температуре 6° растения пшеницы сорта Московская-2453 находились в условиях разной длины дня — на коротком, 9-часовом, дне и при непрерывном освещении: в обоих вариантах интенсивность освещения составляла около 50—70 тыс. лк. У растений на коротком дне яровизация закончилась на 20 дней раньше, чем на непрерывном. Следовательно при непрерывном освещении, которое при высокой температуре способствует выколашиванию озимых, яровизация не только не ускорялась, но наоборот, задерживалась по сравнению с коротким днем. Если бы причиной выколашивания озимых при непрерывном освещении интенсивностью около 50—70 тыс. лк была яровизация, то при таком освещении и низкой температуре она проходила бы очень быстро, быстрее, чем во всех других вариантах. Из этого мы делаем вывод, что при непрерывном интенсивном освещении и высокой температуре озимые выколашиваются, не проходя яровизации.

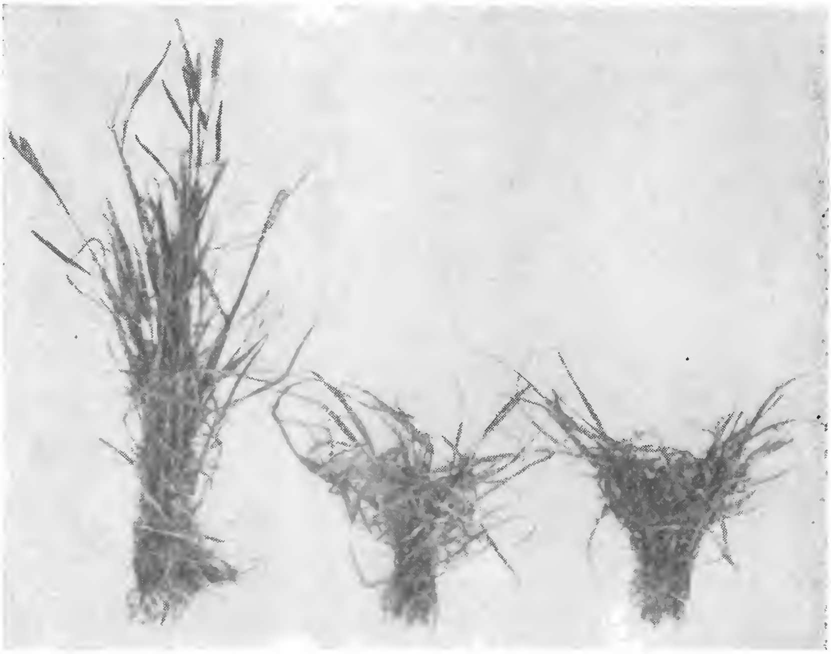


Рис. 2. Озимые пшеницы весеннего посева (28 IV 1967). Сфотографировано 20 IX.

Слева — Безостая-1 (выколосилась); *в середине* — ППГ-186; *справа* — Лютесценс-329.

При обычном весеннем посеве в условиях Московской области озимые хлебные злаки в конце лета — в начале осени переходят к формированию зачаточного колоса, а некоторые сорта пшеницы, такие как Безостая-1, 159, Банкути-1201 и Кооператорка, выколашиваются. Так, например, у озимой пшеницы сорта Безостая-1 при весеннем посеве (28 IV) и естественном освещении, 20 VIII, т. е. через 92 дня после появления полных всходов, дифференцировался конус нарастания, образовались колосковые бугорки, а 16 IX отмечено колошение (рис. 2). При весеннем посеве у Безостой-1 конус нарастания дифференцировался даже на коротком, 12-часовом, дне; в нашем опыте дифференциация была отмечена 10 X, т. е. через 143 дня после появления полных всходов (на 51 день позднее, чем при естественном дне). Сходные данные были получены в опыте с этим сортом пшеницы и при более позднем посеве — 15 V. Эта пшеница выколашивалась даже при весеннем посеве в теплице (при температуре 20° и выше) с последующей высадкой в конце мая в поле.

Определения окончания яровизации по состоянию конуса нарастания у озимой пшеницы Безостая-1, посеянной в разные сроки летом (26 VI, 16 VII, 26 VII, 1 VIII), показали, что во всех случаях она завершалась примерно в одно время — к 25 X. Подобные данные получены в опытах и с другими сортами пшениц — ППГ-186, Мироновская-808 и т. д.

Если бы у растений озимой пшеницы проходили процессы яровизации в летний период, то они заканчивались бы в разное время в зависимости от сроков посева — при более раннем посеве раньше, чем при позднем.

ТАБЛИЦА 2

Влияние сроков посева и времени переноса растений многолетних трав с поля в теплицу на их развитие (1964 г.)

Возраст растений и срок посева	Состояние растений осенью	Колошение при переносе растений с поля в теплицу					
		30 X		10 XI		20 III	
		овсяница луговая	тимофеевка луговая	овсяница луговая	тимофеевка луговая	овсяница луговая	тимофеевка луговая
4-й год жизни	Кущение	Не было	Не было	16 XII	20 XII	30 IV	3 V
3-й » »	»	» »	» »				
2-й » »	»	» »	» »				
1-й год жизни:							
21 IV	»	» »	» »				
1 VI	»	» »	» »				
11 VI	»	» »	» »				
21 VI	»	» »	» »				
1 VII	»	» »	» »				
11 VIII	»	» »	» »				
21 VII	»	» »	» »				
1 VIII	Побеги с 3 листьями	» »	» »	Не было		Не было	
11 VIII	То же	» »	» »	» »	Не было	» »	Не было
21 VIII	» »	» »	» »	» »	» »	» »	» »
1 IX	Побеги с 2 листьями	» »	» »	» »	» »	» »	» »
11 IX	То же	» »	» »	» »	» »	» »	» »
1 X	Побеги с 1 листом	» »	» »	» »	» »	» »	» »
11 X	Всходов не было, лишь проросли семена в почве	» »	» »	» »	» »	» »	» »
21 X							

Такие же результаты получены и в опытах с многолетними озимыми травами: овсяницей луговой, ежой сборной, полевицей белой, райграсом пастбищным. Так, например, в 1964 г. у растений овсяницы луговой при всех сроках посева (с 11 IV по 21 VII) яровизация закончилась одновременно — к 10 XI (табл. 2). К этому же времени закончилась яровизация у растений 2-го, 3-го и 4-го года жизни. Растения, посеянные в указанные сроки, в осенний период находились в фазе кущения. Растения же более поздних сроков посева (1 августа и позже), которые осенью были недостаточно развиты (они имели на побегах 3 и менее листьев), не яровизировались и на следующий год не плодоносили. Это связано с тем, что у овсяницы луговой, как и у других многолетних трав, яровизация возможна лишь тогда, когда она достигает фазы кущения. Подобные же данные были получены в опытах с другими многолетними травами. Так, у растений полевицы белой при всех сроках посева и в разные годы их жизни яровизация также завершалась одновременно — к 5 XI (за исключением растений, посеянных в поздние сроки). У лисохвоста лугового яровизация закончилась к 30 X также при разных сроках посева и в разные годы его жизни. Только при поздних сроках посева яровизация не прошла. Подобные же данные были получены нами и в другие годы и на ряде других видов многолетних трав.

Если бы у многолетних трав в летний период проходил процесс яровизации, хотя бы замедленными темпами, они должны были бы закончить ее в разное время в зависимости от их возраста (числа лет жизни) и сроков посева: при ранних сроках раньше, при поздних позже. Полученные данные мы объясняем тем, что летом у многолетних озимых трав, так же как и у озимых хлебных злаков, вообще не проходят процессы яровизации. В то же время почти все сорта озимых хлебных злаков при весеннем посеве в условиях Московской области переходят к формированию зачаточного колоса, а некоторые из них (пшеницы Безостая-1, Банкути-1201, 159, Кооператорка, озимый ячмень Краснодарский-2929 и др.) успевают даже выколоситься. Наконец, опыты, которые проводились нами в течение нескольких лет (Федоров, 1960), показали, что яровизация у озимых пшениц в Московской области начинается лишь в начале осени, со второй декады сентября. Так, например, в 1957 г. яровизация у растений озимой пшеницы сорта Московская-2453 началась 15 IX.

Все это указывает на то, что в летних условиях озимые растения не проходят процессов яровизации; при весеннем посеве развитие их, переход к формированию органов плодоношения и выколашивание чаще происходят без яровизации.[1] Поэтому у озимых растений процесс яровизации не является обязательным этапом развития, без которого они не могут перейти к плодоношению. В определенных условиях, при непрерывном освещении высокой интенсивности, а часто и при весеннем посеве в естественных условиях, озимые растения переходят к формированию органов плодоношения и колосятся без яровизации. Но при обычном осеннем посеве они проходят яровизацию, и при весеннем посеве для плодоношения в нормальные сроки им необходима яровизация.

Некоторые растения, например хлебные злаки, могут проходить процесс яровизации в виде наклюнувшихся семян и в вегетативной фазе до перехода конуса нарастания в генеративное состояние и выхода в трубку. Многолетние же травы способны к яровизации лишь на протяжении небольшого отрезка онтогенеза, большинство — лишь в фазе кущения с недифференцированным конусом нарастания. Однако есть растения, которые могут яровизироваться после перехода конуса нарастания в генеративное состояние, при частично (лисохвост луговой) или почти полностью сформированных соцветиях (пион — *Paeonia chinensis* L., мать-и-мачеха — *Tussilago farfara* L., ландыш — *Convallaria majalis* L., купальница — *Trollius europaeus* L. и др.).

У лисохвоста лугового обычно еще в конце лета, до начала яровизации, конус нарастания переходит в генеративную фазу, образуются бугорки осей второго порядка и на этом рост и развитие приостанавливаются. В таком состоянии растения реагируют на яровизацию. После яровизации и при наличии соответствующих условий развитие зачаточного соцветия возобновляется и происходит выход в трубку. В остальном яровизация у лисохвоста лугового не отличается от яровизации у других многолетних злаков: как и они, лисохвост может яровизироваться лишь в фазе кущения, причем в отличие от других многолетних трав в это время у него имеется уже зачаточное соцветие.

У пиона, мать-и-мачехи и многих других растений в конце лета — в начале осени успевает сформироваться соцветие со всеми элементами цветков. В таком состоянии эти растения и воспринимают воздействие пониженных температур, проходят процесс яровизации. Дальнейший рост соцветий начинается после яровизации при наличии соответствующих условий. Обычно это происходит весной.

Растения способны к яровизации в той фазе, в которой у них происходит задержка роста и развития, имеющая приспособительное значение. В результате воздействия низких температур, обусловливающего яровизацию, растения теряют способность к их торможению, что имеет большое значение для нормального роста и развития после зимовки, в весенне-летних условиях.

---

[1] Иногда при сверхраннем весеннем посеве некоторые сорта озимых растений могут в той или иной степени пройти яровизацию под влиянием низких температур весны.

Независимо от того, на какой фазе развития растения воспринимают воздействие низких температур, процессы, которые при этом у них происходят, в своей основе, вероятно, сходны. Во всяком случае нет оснований говорить, что они принципиально различны. Их биологическая роль (процессов яровизации) у всех растений одинакова, одинаков и результат; проходят эти процессы под влиянием одних и тех же, осенних, условий и заканчиваются примерно в одно и то же время — когда устанавливается устойчивая зимняя погода.

Растения, у которых конус нарастания осенью переходит в генеративную фазу и которые подвергаются яровизации, имея зачаточные соцветия, как правило, являются рано цветущими.

Общим для растений всех изученных типов развития является следующее: хотя состояние конуса нарастания в период, когда они реагируют на яровизацию, различно, осенью не происходит роста стебля и растения остаются в фазе кущения, что способствует повышению их зимостойкости. Рост стебля начинается лишь после яровизации и при наличии соответствующих условий, что обычно бывает весной.

Однако среди озимых растений есть виды, у которых стебель способен к росту, даже если они не яровизировались. Однако в этом случае рост стебля у них возможен только на длинном дне. На коротком дне, в частности в осенних световых условиях, рост стебля происходит лишь после яровизации. К таким растениям, в частности, относится полевица *Agrostis alba* L., у которой благодаря этому в травостое образуются удлиненные вегетативные побеги.

Выше мы привели данные в пользу того, что процесс яровизации не является обязательным для развития озимых растений. В определенных условиях (длинный день, интенсивное освещение, относительно высокая температура) они могут развиваться и плодоносить, не проходя процессов яровизации. Справедливо ли это заключение для растений других видов развития — двуручек и яровых?

Большинство двуручек при весеннем посеве и посеве в первую половину лета на естественном длинном дне (в условиях Московской области) не реагируют на яровизацию. Лишь некоторые двуручки реагируют, но весьма слабо. В этом отношении они сходны с яровыми растениями. При осеннем посеве, когда наблюдается значительная задержка их роста и развития, они отчетливо реагируют на яровизацию (табл. 3 и 4).

ТАБЛИЦА 3

Влияние яровизации на развитие ячменей при разных сроках посева

Сорт	Какими семенами проведен посев	Продолжительность периода (в днях) от появления полных всходов до дифференциации конуса нарастания при посеве					
		30 IV	1 VI	1 VII	1 VIII	26 VIII	1 IX
	Двуручки						
Круглик-21	Неяровизированные	13	10	9	9	43	51
	Яровизированные	13	10	9	9	15	24
Одесский-17	Неяровизированные	13	10	9	9	40	51
	Яровизированные	12	10	9	9	15	24
	Яровой						
Винер	Неяровизированные	12	11	10	11	12	19
	Яровизированные	12	11	10	11	10	15

Опыты показали, что двуручки нуждаются в довольно длительной яровизации, примерно такой же продолжительности, как у озимых, близких к ним по району происхождения, и проходят ее они в тех же усло-

ТАБЛИЦА 4

Влияние яровизации на развитие пшениц при разных сроках посева

Сорта	Какими семенами проведен посев	Продолжительность периода (в днях) от появления полных всходов до дифференциации конуса нарастания при посеве				
		30 IV	1 VI	1 VIII	11 VIII	21 VIII
	Двуручки					
Чешская	Неяровизированные	25	25	64	76	Не было
	Яровизированные .	14	13	23	36	48
Хлумецкая-12	Неяровизированные	23	23	65	Не было	Не было
	Яровизированные .	14	12	21	37	48
	Яровая					
Лютесценс-62	Неяровизированные	13	10	12	18	25
	Яровизированные .	12	9	11	15	20
	Озимая					
Лютесценс-329	Неяровизированные	111	Не было	Не было	Не было	Не было
	Яровизированные	15	14	23	38	50

виях (Федоров, 1959). Так, сорта Круглик-21 и Одесский-17 ячменей двуручек нуждаются в яровизации такой же продолжительности, как и сорт озимого ячменя Краснодарский-2929, близкий к ним по району происхождения. Пшеницы двуручки сортов Чешская, Хлумецкая-12 и Добровицкая-10 нуждаются в яровизации в течение 45 дней, как и озимые сорта пшениц из Чехословакии. Примерно такая же продолжительность яровизации у сортов озимых пшениц, возделываемых в Московской области — ППГ-186, Московской-2453 и др. Яровизация у двуручек проходит и заканчивается в то же время и при тех же условиях, что и у озимых растений. Так, например, в наших опытах у тимофеевки луговой, являющейся двуручкой, яровизация в полевых условиях обычно заканчивается в ноябре, т. е. одновременно с озимым растением — овсяницей луговой (табл. 2). Тимофеевка луговая, как и овсяница луговая, может яровизироваться только в фазе кущения.

Известно, что озимые растения хлебных злаков могут реагировать на яровизацию лишь до перехода конуса нарастания в генеративную фазу и до выхода в трубку. Наши опыты показали, что двуручки, как и озимые, после дифференциации конуса нарастания и выхода в трубку не способны проходить процессы яровизации. У двуручек при весеннем и летнем посевах продолжительность периода от появления полных всходов до дифференциации конуса нарастания, т. е. длительность периода, в течение которого растения могут проходить яровизацию, значительно меньше длительности их яровизации. Так, у ячменя двуручки сорта Круглик-21 при посеве 1 VII этот период при непрерывном освещении меньше длительности яровизации в 7 раз, а в условиях естественного дня — в 5 раз (рис. 3). Даже если прибавить к этому периоду еще 3—4 дня, в течение которых посеянные семена находились в земле в проросшем состоянии (когда могла начаться яровизация), то картина почти не меняется. При осеннем посеве (26 VIII) в условиях непрерывного освещения, когда развитие растений проходило при низкой температуре, продолжительность этого периода была больше, чем при летнем посеве (1 VII), при температуре, неблагоприятной для яровизации. Подобное же явление наблюдалось и в условиях короткого (12-часового) дня. Так в одном из опытов при летнем посеве конусы нарастания дифференцировались на 26-й день после появления полных всходов, а при осеннем посеве на 65-й день. Следовательно, летом, при температурных условиях, неблагоприятных для яровизации, развитие растений шло быстрее, чем при благоприятных для нее — осенью. Если бы ячмени проходили процесс яровизации летом и скорость их развития зависела бы от ее темпов, результаты были бы обратными. Все это указывает на то, что двуручки летом не проходят процесс яровизации. Различные темпы их развития при разных сроках посева зависят не от скорости протекания процесса яровизации, а прежде всего от их реакции на свет.

У тимофеевки луговой двуручки (сорт Московская-5) период, в течение которого она может реагировать на яровизацию, при посеве весной и в июне, в 6—8 раз меньше длительности ее яровизации. Так, например, при посеве 16 V этот период был равен 6 дням, а для яровизации ей необходимо не менее 50 дней.

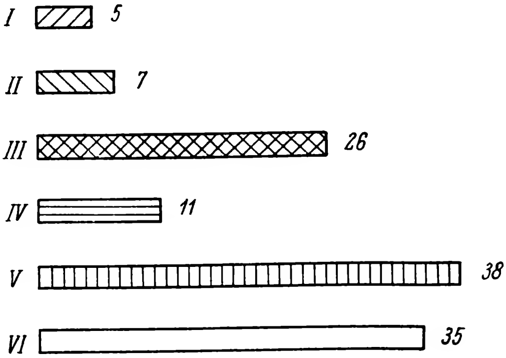


Рис. 3. Продолжительность периода (в днях) от появления всходов до дифференциации конуса нарастания у растений ячменя двуручки сорта Круглик-21 в зависимости от внешних условий.

Посев 1 VII: *I* — непрерывное освещение; *II* — естественное освещение; *III* — короткий (12-часовой) день; посев 26 VIII: *IV* — непрерывное освещение; *V* — естественное освещение; *VI* — продолжительность яровизации у ячменя Круглик-21.

Как и озимые растения, тимофеевка луговая при посеве в разные сроки (за исключением поздних посевов) заканчивает яровизацию в одно и то же время (табл. 2). Если бы растения тимофеевки луговой проходили летом процесс яровизации, он заканчивался бы в разное время в зависимости от срока посева (при ранних сроках раньше, чем при поздних). Даже у одного и того же растения побеги заканчивали бы процесс яровизации в разное время. Однако ничего подобного в действительности не наблюдалось.

Все это указывает на то, что и у многолетних растений двуручек в летний период не проходит яровизация. Тем не менее они плодоносят. Нет оснований предполагать, что неодинаковые темпы развития двуручек при разных сроках посева, а следовательно при различной длине дня, объясняются тем, что на длинном дне яровизация проходит быстрее, чем на коротком.

Прежде всего четко показано исследованиями многих ученых, что яровизация у озимых растений на коротком дне проходит быстрее, чем на длинном (Лебединцева, 1933; McKinney, Sando, 1933; Purvis, 1934; Purvis, Gregory, 1937; Гунар, Крастина, 1953; Разумова, Олейникова, 1959; Федоров, 1959, 1963, 1964; Разумов, 1961; Krekule; 1961; Никифоров, 1962, и др.). Причем в этих условиях яровизация может проходить при повышенных температурах — 14—18° (Разумов, 1961). Нами был поставлен следующий опыт. 27 III 1957 в теплице были посеяны озимые пшеницы (Московская--2453, Лютесценс-329, Кооператорка и др.). В течение 2 месяцев часть растений выращивалась на коротком, 9-часовом, дне, другая часть — на непрерывном освещении и третья — на естественном дне. Затем все растения были перенесены в открытый грунт в условия естественного освещения. К концу лета растения, которые выращивались на коротком дне, выколосились (Кооператорка — 12 VIII, Московская-2453 — 23 VIII, Лютесценс-329 — 8 IX). При посеве в тех же условиях в более поздние сроки, когда вегетация проходила при высоких температурах, подобного эффекта получено не было. Такие же опыты в течение нескольких лет проводились нами и при посеве в открытый грунт. Были получены результаты, сходные с данными предыдущего опыта. При посеве в апреле растения, подвергавшиеся воздействию короткого дня, выколашивались, а при позднем посеве колошения не было, так как вегетация проходила при более высокой температуре. При осеннем посеве короткий день также положительно влиял на яровизацию озимых пшениц.

Опыты, проведенные нами с двуручками, показали в общем то же самое (Федоров, 1959, 1962). Так, у тимофеевки луговой, так же как и у озимых растений, в полевых условиях на коротком, 8-часовом, дне яровизация заканчивалась раньше, чем на естественном дне (на 10—15 дней). В холодильнике при непрерывном люминисцентном освещении (интенсивностью около 4 тыс. лк) и коротком, 8-часовом, дне процесс яровизации у тимофеевки луговой продолжался примерно столько же времени — 50 дней.

Таким образом, яровизация не является обязательным этапом развития двуручек; при весеннем посеве они плодоносят, не проходя яровизации; на 2-м, 3-м и последующих годах жизни они после укоса дают второй урожай, также без яровизации. Сказанное относится и к яровым растениям. Яровые, как и двуручки, на длинном дне или совсем не реагируют на яровизацию, или реагируют (позднеспелые сорта), но очень слабо (табл. 3); на коротком же дне они отчетливо реагируют. Различие между яровыми растениями и двуручками в этом отношении в основном количественное и зависит от степени задержки их развития на коротком дне (табл. 3 и 4).

У двуручек задержка роста и развития на коротком дне больше, чем у яровых, и соответственно этому они сильнее реагируют на яровизацию в данных условиях ускореннем своего развития.

Реакция растений всех типов развития на яровизацию зависит от их реакции на условия освещения, от степени задержки развития в тех или иных условиях освещения (табл. 3 и 4). Чтобы получить наибольшее ускорение развития яровых растений на коротком дне, их нужно яровизировать довольно продолжительное время и примерно в тех же температурных условиях, что и озимые растения. Так, по нашим данным, яровую пшеницу сорта Мильтурум-321 необходимо яровизировать не менее 40 дней.

Если сравнить (как мы сделали это для двуручек) продолжительность периода восприимчивости к яровизации (от появления полных всходов до дифференциации конуса нарастания) с необходимой для яровых растений длительностью яровизации, то окажется, что при весенних и летних сроках посева этот период гораздо меньше времени, требуемого для яровизации. Это дает основание говорить, что яровая пшеница при посеве весной и летом выколашивается, не проходя процесса яровизации. Следовательно, яровые сорта при посеве в обычные для них сроки весной дают урожай, не проходя яровизации. Наличие некоторой реакции на яровизацию, которая обнаруживается у яровых растений на коротком дне, указывает только на их общее происхождение с озимыми. Какого-либо биологического значения для них эта реакция, видимо, не имеет.

В результате прохождения процессов яровизации растения утрачивают способность к значительной задержке своего развития в тех или иных световых условиях (у озимых — на длинном дне, например при естественном летнем, у двуручек — на коротком, например при естественном осеннем дне). Это обеспечивает их нормальный рост и развитие после зимовки в весенне-летний период, что особенно важно для озимых растений. У яровых растений отсутствует значительная задержка в развитии, которая имеет приспособительное значение для зимующих сортов. Поэтому у них нет биологической необходимости в прохождении процесса яровизации. Яровизация не требуется и двуручкам при весеннем посеве, так как в весенне-летних световых условиях они почти не задерживаются в своем развитии.

В полевых условиях у зимующих растений (озимых и двуручек) яровизация заканчивается ко времени установления устойчивой зимней погоды. Более раннее окончание яровизации, когда еще имеются благоприятные условия для интенсивного роста, могло бы отрицательно сказаться на их закалке.

Зимующие растения, озимые и двуручки, близкие по происхождению или происходящие из районов, сходных по условиям осени, нуждаются в яровизации, почти одинаковой по длительности и внешним условиям. Различаются они в основном по реакции на свет в фазе кущения. Озимые растения в этой фазе задерживаются в своем развитии; формирование органов плодоношения и выход в трубку у них задерживаются на длинном дне и еще больше на коротком, а у двуручек — только на коротком дне (табл. 5). В соответствии с этим озимые растения реагируют на яровизацию как на длинном, так и на коротком дне, а двуручки только на коротком дне (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Реакции растений различных типов развития на яровизацию

Условия реакций и их характеристика	Озимые	Двуручки	Яровые
Световые условия, в которых наблюдается четкая реакция на яровизацию	Длинный день и относительно интенсивное освещение (например, летнее естественное освещение и короткий день)	Короткий день и слабая интенсивность освещения	Короткий день и слабая интенсивность освещения
Сила реакции на яровизацию в указанных условиях	Значительная	Значительная	Слабая
Предельные световые условия, в которых еще возможно плодоношение растений в нормальные сроки без прохождения процессов яровизации	Искусственное непрерывное освещение интенсивностью около 50—70 тыс. лк и более	Естественное летнее освещение	Естественное летнее освещение

Выше нами приведены данные о плодоношении растений двуручек, яровых и даже озимых без яровизации, о четкой реакции неяровизированных растений на условия освещения, о зависимости их реакций на яровизацию от световых условий, а также данные о том, что разные по типу развития зимующие сорта — двуручки и озимые, но близкие по району происхождения, нуждаются в яровизации, почти одинаковой по продолжительности и условиям. Все эти и другие отмеченные нами факты не могут быть объяснены с позиций существующих теорий онтогенеза растений, в частности теории стадийного развития. Этой теории противоречат полученные в наших опытах данные по выколашиванию озимых растений без яровизации в условиях непрерывного интенсивного освещения, а также давно опубликованные данные о положительном влиянии короткого дня на процессы яровизации при относительно высокой температуре.

Попытаемся дать объяснение перечисленным выше фактам, а также новым данным, полученным в последнее время, которые не укладываются в существующие теории.

Растения всех типов развития — яровые, двуручки, полуозимые и озимые — на протяжении онтогенеза последовательно проходят одни и те же фазы (например, злаки — фазы всходов, кущения, выхода в трубку, колошения и т. д.).

Растения разных типов развития различаются в основном по скорости прохождения фазы кущения, а следовательно по срокам перехода в следующую фазу — фазу выхода в трубку (стеблевания). Различия в скорости прохождения фазы кущения связаны прежде всего с разной реакцией растений на условия освещения. У зимующих растений в этой фазе происходит значительная зедержка роста и развития. У двуручек это происходит на коротком дне или при слабой интенсивности освещения, у озимых — не только в этих условиях, но и на длинном дне или при относительно интенсивном освещении, что способствует повышению их зимостойкости. У яровых незимующих растений значительной задержки развития не наблюдается, так как их сеют весной.

В результате яровизации у растений утрачивается способность к значительной задержке развития в тех или иных условиях освещения. После яровизации различия в реакциях на свет у растений разных типов развития нивелируются, они приближаются в этом отношении к яровым растениям (сохраняются лишь различия, связанные не с типом развития, а с различной зимостойкостью).

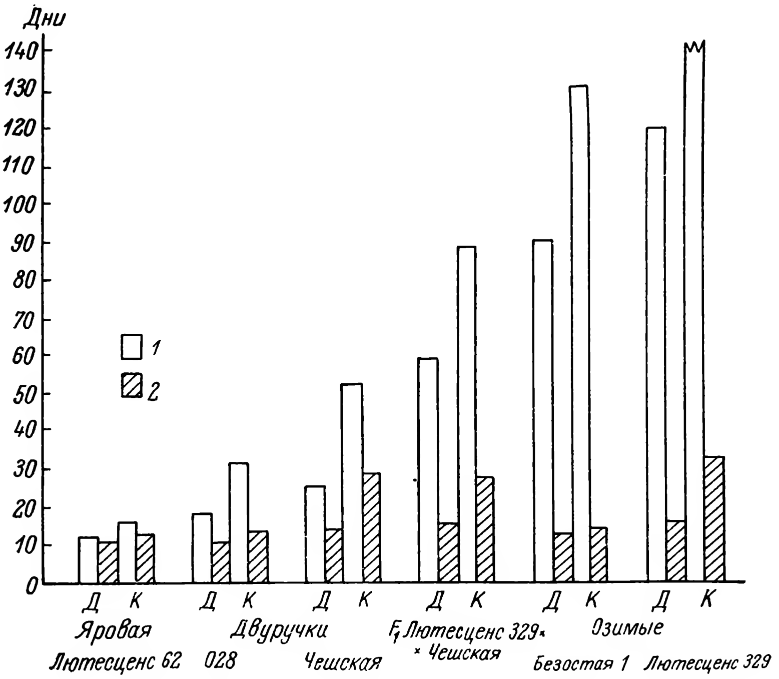


Рис. 4. Влияние длины дня и яровизации на продолжительность периода от появления полных всходов до дифференциации конуса нарастания у разных по типу развития пшениц.

1 — неяровизированные растения; 2 — яровизированные; Д — длинный день; К — короткий день. *По оси ординат* — продолжительность периода до дифференциации конуса нарастания.

Характер реакции сортов на яровизацию находится в прямой зависимости от их реакций на условия освещения. Чем больше в тех или иных световых условиях сорт задерживается в своем развитии, тем сильнее он реагирует на яровизацию (рис. 4). Имеется прямая связь между степенью задержки развития растений при той или иной длине дня и реакцией на яровизацию в этих условиях. Как степень задержки развития, так и реакция на яровизацию возрастают в ряду: яровые, двуручки, гибриды (F_1) озимых с двуручками, озимые. Мы объясняем это тем, что реакция на свет и реакция на яровизацию, видимо, имеют единую сущность; причем вторая реакция зависит от характера первой. Эта гипотеза подтверждается генетическими данными. Так, в наших опытах (Федоров, 1959, 1968) при скрещивании различных по типу развития сортов пшеницы наследование реакции на свет в гибридных поколениях всегда было сопряжено с наследованием соответствующей ей реакции на яровизацию. Например, у F_1, полученного от скрещивания озимого сорта с двуручкой, значительно увеличилась задержка в развитии на длинном дне и еще больше на коротком дне по сравнению с одним из родительских сортов — двуручкой; соответственно этому усилилась реакция на яровизацию (рис. 4). Не было ни одного случая, чтобы реакция на свет наследовалась отдельно от реакции на яровизацию.

Гипотеза, выдвинутая нами, подтверждается данными, полученными при изучении моносомиков у пшениц. Согласно этим данным, у пшениц имеются хромосомы — 5 А (XIII), 2 Д (IX) и 5 Д (XVIII), в которых находятся факторы, обусловливающие удлинение вегетационного периода (озимость), и есть хромосомы — 5 В (V) и другие, содержащие факторы, вызывающие сокращение вегетационного периода (Chapman, Riley, 1966; Halloran, Boydell, 1967; Singh, 1967, и др.).

Из трех хромосом, обусловливающих удлинение вегетационного периода, самый сильный эффект оказывает хромосома 5 Д; с нею же связана способность к максимальной задержке развития в тех или иных световых условиях и наиболее сильная реакция на яровизацию. И, наоборот, хромосомы (например, 5 В), вызывающие укорочение вегетационного периода, обусловливают ослабление реакции на яровизацию. Это дает основание предполагать, что длина вегетационного периода (определяемая типом развития, в частности реакцией на свет) и соответствующая ей реакция на яровизацию определяются одними и теми же факторами, находящимися в хромосомах.

Длина вегетационного периода (озимость, яровость) у пшениц всех типов развития обусловливается одними и теми же хромосомами. Различия между действием подобных хромосом носят в основном количественный характер.

Все приведенные данные подтверждают наш вывод (Федоров, 1959, 1968), что разные типы развития растений в основном определяются различными реакциями на условия освещения. Характер реакций на яровизацию, как и длительность вегетационного периода, зависят от этой реакции.

У растений есть два пути, по которым может пойти их развитие. В условиях, неблагоприятных для яровизации (например, высокие температуры), и при освещении, не вызывающем значительной задержки развития, они плодоносят без яровизации. В условиях, благоприятных для яровизации (например, при низких температурах), и при освещении, вызывающем значительную задержку развития, растения проходят процессы яровизации. Первый путь развития обычен для яровых сортов и двуручек при весеннем посеве; так же проходит развитие и озимых при непрерывном интенсивном освещении. По второму пути проходит развитие растений при осеннем посеве. Что же касается положительного влияния короткого дня на переход озимых растений к колошению при повышенных температурах, то здесь, вероятно, происходят процессы, конечный результат которых тот же, что и при яровизации (при воздействии низких температур) — утрата растениями способности задерживаться в развитии на длинном дне.

Выводы

1. Растения обычно реагируют на яровизацию при освещении, которое задерживает их развитие. При этом чем больше задержка развития в данных световых условиях, тем сильнее растения реагируют на яровизацию ускорением развития.

2. В результате яровизации у растений утрачивается способность к приспособительной задержке развития и роста в определенных световых условиях (у озимых — на длинном дне и еще больше — на коротком дне, у двуручек — на коротком дне); это имеет большое значение для нормального роста и развития растений (особенно озимых) после перезимовки в весенне-летний период.

3. Растения обычно реагируют на яровизацию в той фазе, в которой происходит приспособительная задержка развития (до выхода в трубку или стеблевания). Одни растения яровизируются с недифференцированными конусами нарастания (до перхода их в генеративную фазу), а другие с более или менее сформированными зачаточными соцветиями.

ЛИТЕРАТУРА

Бабенко В. И., О. А. Никифоров, О. В. Бирюков. (1968). Влияние температурно-световых условий на углеводно-азотистый обмен у злаковых растений при яровизации. Сельхоз. биология, 3, 3. — Васильев И. М. (1939). Принцип стадийности в индивидуальном развитии растений. Сов. агрономия, 10—11. — Гунар И. И., Е. Е. Крастина. (1953). Продолжительность стадии яровизации озимой пшеницы в связи с фазой развития. Агробиология, 1. — Лебединцева Е. В. (1933). Значение длины дня для выколашивания озимых. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 3, 3. — Лысенко Т. Д. (1928). Влияние термического фактора на продолжительность фаз развития растений. Тр. Азерб. опытн. ст., 3. — Лысенко Т. Д. (1935). Теоретические основы яровизации. — Лысенко Т. Д. (1952). Стадийное развитие растений. — Максимов Н. А., М. А. Кроткина. (1930). Исследования над последействием пониженной температуры на длину вегетационного периода. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23, 2. — Максимов Н. А., А. Н. Пояркова. (1925). К вопросу о физиологической природе яровых и озимых растений хлебных злаков. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 14, 1. — Никифоров О. А. (1962). О прохождении стадии яровизации озимыми пшеницами в зависимости от температуры и длины светового дня. Автореф. канд. диссерт. — Прянишников Д. Н. (1965). Избр. соч., 2. — Разумов В. И. (1961). Среда и развитие растений. — Разумов В. И., Т. В. Олейникова. (1959). Зависимость реакции на яровизацию от длины дня. Агробиология, 6. — Скрипчинский В. В. (1956). Основные проблемы онтогенеза в свете учения И. В. Мичурина. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 61, 4 и 5. — Толмачев И. М. (1929). К вопросу о физиологической природе стеблевания у озимой сахарной свекловицы. Тр. Центр. н.-и. инст. сахарн. пром.,. 2. —Федоров А. К. (1959). Особенности развития зимующих растений. — Федоров А. К. (1960). О продолжительности стадии яровизации у озимой пшеницы в полевых условиях. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5. — Федоров А. К. (1962). O podstate presivek. Rostlinna výroba, 8, 11—12. Прага. — Федоров А. К. (1963). О роли световых условий при яровизации озимых растений. Физиолог. раст., 10, 5. — Федоров А. К. (1964). Влияние условий освещения на яровизацию вегетирующих озимых растений. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1. —Федоров А. К. (1968). Биология многолетних трав. — Чайлахян М. Х. (1933). Яровизация светом растений. ДАН СССР, 123, 5. — Чайлахян М. Х. (1958). Основные закономерности онтогенеза высших растений. — Chapman V., R. Riley. (1966). The allocation of the chromosomes of *Triticum aestivum* to the A. and B genomes and evidence on genome structure. Canad. Journ. Genet. Cytol., 8, 2. — Chouard P. et Tran Than Van. (1964). Vernalisation sans refrigeration par les facteures trophiques de la vigueur grande luminosite et niveau elevé de la nutrition mineral chèz le *Geum urbanum* L. C. r. Acad. Sci., 259, 25. — Gassner G. (1918). Beiträge zur physiologischen Charakteristik sommer- und winterannueller Gewächse insbesonder der Getreidepflanzen. Zeitschr. Bot., 10. — Halloran G. M., C. W. Boydell. (1967). Wheat chromosomes with genes for vernalization response. Canad. Journ. Genet. Cytol., 9, 3. — Klebs G. (1918). Über die Blütenbildung von *Sempervivum*. Flora. 11/12. — Klippart J. (1858). An essay on the origin, growth, diseases etc. of the wheat plant. Ann. Rept. Ohio State, Bd. Agr., 12. — Krekule J. (1961). The effect of photoperiodic regime on vernalization of winter wheat. Biol. Plant. (Prague), 3. — McKinney H. H., W. S. Sando. (1933). Earliness and seasonal growth habit in wheat as influenced by temperature and photoperiodism. Journ. Heredity, 34, 1. — Peterson M. L., W. E. Loomis. (1949). Effect of photoperiod and temperature on growth and flowering of Kentucky bluegrass. Plant Physiol., 24, 1. — Picard C. (1968). Aspects et mechanismes de la vernalisation. — Pugsley A. T. (1965). Inheritance of correlated daylength response in spring wheat. Nature, 207, 4992. — Purvis O. N. (1934). An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of cereals and its relation to the effect of length of day. Ann. Bot., 48. — Purvis O. N., F. G. Gregory. (1937). Studies in vernalization of winter rye by low temperature and by short days. Ann. Bot., 1, 4. — Singh M. P. (1967). Monosomik analysis in wheat. Journ. Heredity, 22. — Wellensiek S. J. (1960). Flower formation in *Campanula medium*. Meded. Landbouwhoogesch., Wageningen, 60, 7.

Москва. (Получено 8 II 1968).

SUMMARY

The article proves that there is no obligatory stage of «yarovization», without which fruiting is impossible in the ontogenesis of plants, cereals and perennial grasses in particular. A facultative process of «yarovization» exists, which takes place under certain conditions (for example, in the autumn period) and does not take place under others (in the summer period). Thus, spring and winter-spring crop sorts being sowed in spring, fruit without passing the «yarovization». Reaction of plants to the «yarovization» depends on light and conditions of illumination. «Yarovization» results in changing of the reaction of plants to light.

УДК 582.542.1 : 581.145 : [582.03.035+582.03.036

И. К. Киршин

СРОКИ ЗАВЕРШЕНИЯ ОСЕННЕЙ ИНДУКЦИИ ЦВЕТЕНИЯ ОЗИМЫХ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВ

С 1 рисунком

I. K. KIRSHIN. THE TERMS OF COMPLETION OF THE AUTUMN INDUCTION OF FLOWERING IN WINTER PERENNIAL GRASSES

Растения многолетних злаков через 7- или 10-дневные интервалы на протяжении осени, в начале зимы и ранней весной помещали в лабораторных условиях на круглосуточное освещение и наблюдали за переходом побегов в генеративное состояние. Индукция цветения более развитых побегов завершалась у овсяницы луговой к 5 ноября, у ежи сборной 30 октября, у костра безостого 15 октября и у мятлика лугового 20 сентября. У мятлика лугового завершение этого процесса уже осенью сопровождается переходом конуса нарастания в генеративное состояние.

Жизненный цикл многолетних злаков, наиболее распространенных среди травянистых поликарпических растений умеренных и северных широт (Вильямс, 1949; Бекетов, 1951), был предметом изучения многих исследователей. И. Серебряков (1952) исследовал так называемый малый цикл их развития, т. е. развитие отдельных поколений побегов. На основе наблюдений за сезонным развитием дикорастущих трав он выделил моноциклический, озимый, дициклический и полициклический типы развития монокарпических побегов. Бо́льшая часть изученных в этом отношении видов злаков, по данным Серебрякова, развивается по озимому типу. У них побеги появляются в середине или во второй половине лета, до конца вегетации находятся в укороченном состоянии и после перезимовки заканчивают свой цикл развития плодоношением.

Многие виды многолетних злаков озимого типа развития введены в культуру, и их онтогенез описан в ряде работ (Ржанова, 1957; Киршин, 1958, 1967, 1970; Федоров, 1960а, 1968а, б; Cooper, 1960; Разумов, 1961; Карякина, 1964; Cooper a. Calder, 1964; Evens, 1964, и др.).

На основе исследований цикла развития монокарпических побегов с позиций эколого-физиологической стадийности (Klebs, 1918; Лысенко, 1952) у них установлена следующая последовательность этапов развития: 1) осенняя индукция цветения или яровизация; 2) фотопериодическая индукция цветения на длинном дне и образование зачаточного соцветия после ее завершения; 3) последующее формирование соцветия и рост стебля (Cooper, 1960; Киршин, 1967).

Индукция цветения, или яровизация как определенный этап в цикле развития озимых многолетних злаков, происходит у растений осенью, когда они находятся в состоянии укороченных побегов. Именно перезимовавшие побеги, как отмечают Серебряков, (1952), И. К. Киршин (1958), С. П. Смелов (1966), А. К. Федоров (1968а), с весны развиваются как генеративные побеги. Однако точных данных о времени протекания и сроках завершения яровизации у зимующих растений очень мало. В работе Г. В. Заблуды и Г. Н. Кузнецовой (1959) сообщается, что на Урале у озимой пшеницы и ржи яровизация завершается в конце октября или в начале ноября. Такие примерно сроки окончания яровизации озимой пшеницы и некоторых многолетних злаков были установлены в Москве Федоровым (1968а, б). Некоторое представление о сроках завершения осенней индукции цветения многолетних злаков в естественных условиях можно получить из работ американских исследователей: Ньюэлла (Newell, 1951), проводившего опыты с костром безостым в штате Небраска, и Гарднера и Люмиса (Gardner, Loomis 1953), ставивших опыты с ежой сборной в штате Айова.

В целях дальнейшего изучения цикла развития монокарпических побегов у многолетних злаков мы на протяжении ряда лет в ботаническом саду Уральского университета изучали индукцию цветения или детерминацию морфогенеза генеративных побегов. Данные об условиях прохождения этого процесса и его зависимость от степени развития укороченных побегов ко времени прекращения вегетации растений опубликованы в нашей предыдущей работе (Киршин, 1970). В настоящей статье излагаются результаты опытов, в которых устанавливались сроки завершения осенней яровизации у некоторых видов.

Методика

Опыты проводили с костром безостым *Bromus inermis* Leyss., овсяницей луговой *Festuca pratensis* Huds., ежой сборной *Dactylis glomerata* L., лисохвостом луговым *Alopecurus pratensis* L. и мятликом луговым *Poa pratensis* L. Растения при посеве в разные сроки выращивали на делянках или в вегетационных сосудах. Через 7- или 10-дневные интервалы на протяжении осени, в начале зимы, а в отдельных случаях также ранней весной их пересаживали и помещали в лабораторные условия, где они находились при непрерывном освещении. Круглосуточное освещение обеспечивалось путем включения 150-ваттных ламп накаливания, подвешенных над растениями (одна лампа на 0.25 $м^2$ площади стеллажа осветительной установки), и люминесцентных трубок БС-30 или ДС-40, расположенных сверху и сбоку. При помещении растений на осветительную установку в сосуды вливали раствор удобрений из расчета 0.15 г N, 0.10 г K_2O и 0.10 г P_2O_5 на один килограмм почвы. Во избежание систематической ошибки, которая могла возникнуть из-за неодинаковой освещенности отдельных мест стеллажа, сосуды ежедневно меняли местами как в поперечных, так и в продольных рядах.

Завершенность яровизации растений ко времени взятия их с поля оценивали по переходу конуса нарастания побегов в состояние зачаточного соцветия, по наступлению фаз колошения и цветения и количеству образовавшихся генеративных побегов.

Результаты исследования

В 1957 г. сосуды с растениями занесли в помещение 14 ноября, когда уже выпал снег, и 18 ноября поставили в условия круглосуточного освещения при температуре 15—20°. В этих условиях растения костра безостого, ежи сборной и овсяницы луговой при посеве 20 июля выколосились и зацвели. При посеве 20 августа у растений овсяницы и ежи до конца вегетации на главном побеге успело образоваться лишь по 4—5 листьев. При круглосуточном освещении они в генеративное состояние не переходили. У растений костра безостого при этом сроке посева в условиях теплой солнечной погоды, стоявшей на протяжении всего сентября, образовалось по 8—9 листьев. При круглосуточном освещении у этих растений сформировалось по одному генеративному побегу. Таким образом, к началу зимы у достаточно развитых растений осенняя индукция цветения была завершена.

В следующем опыте, проведенном в 1959 г., растения брали с делянок и помещали в условия круглосуточного освещения, начиная с 15 октября.

Как видно из табл. 1, при посеве 20 июля костер безостый выколосился в условиях круглосуточного освещения при пересадке с поля 15 октября, а овсяница луговая — 5 ноября и позднее. Самые ранние сроки пересадки, при которых растения выколосились в условиях круглосуточного освещения, можно считать временем окончания яровизации в естественных условиях. У ежи сборной при всех сроках взятия растений с поля колошения при беспрерывном освещении не было. Однако после перезимовки на делянках генеративные побеги в травостое сформировались.

ТАБЛИЦА 1

Начало колошения растений многолетних злаков при разных сроках пересадки их с делянок и помещения в условия круглосуточного освещения (опыт 1959 г., посев 2 июля)

Даты пересадки	Начало колошения		
	костер безостый	овсяница луговая	ежа сборная
15 X	3 XI	Нет	Нет
22 X	14 XI	»	»
29 X	23 XI	»	»
5 XI	2 XII	3 XII	»
12 XI	10 XII	11 XII	»
19 XI	17 XII	17 XII	»

При посеве 20 августа растения костра, овсяницы и ежи в условиях беспрерывного освещения не переходили в генеративное состояние при всех сроках помещения их в эти условия осенью, не формировались у них генеративные побеги и в 1960 г. после перезимовки на делянках.

В 1963 г. ежу сборную помещали в условия круглосуточного освещения в состоянии мощно развитых кустов на третьем году жизни. При выкапывании их с делянки 30 октября, 10 и 20 ноября в кустах образовалось по 12—14 генеративных побегов. Выметывание соцветий было отмечено через три недели после пересадки, а спустя неделю начиналось цветение.

Опыты с ежой сборной были повторены еще раз в 1965 г. Растения при разреженном посеве, произведенном 10 июля, в процессе вегетации образовали по 10—12 листьев на главном побеге. При пересадке в сосуды и помещении в условия круглосуточного освещения 20 и 30 сентября, 10 и 20 октября они не переходили в генеративное состояние, а при взятии с делянок 31 октября, 10 и 20 ноября побег первого порядка у них стал генеративным. При посеве 30 июля растения в условиях непрерывного освещения, как и при посеве 20 июля в опыте 1959 г., не переходили в генеративное состояние при всех сроках пересадки до 20 ноября включительно, но дружно выколосились и зацвели при пересадке с делянок 11 и 21 апреля 1966 г.

Таким образом, у ежи сборной, как и у других видов, отчетливо проявилась зависимость процесса яровизации осенью от мощности вегетативного роста растений (табл. 2.) Эти данные подтверждают результаты ранее проведенных наблюдений за развитием растений после перезимовки при разных сроках посева (Киршин, 1958, 1962, 1970).

Опыты с мятликом луговым и листохвостом луговым, у которых побеги в естественных условиях зимуют, образовав с осени зачаточное соцветие (Душечкин, 1951; Серебряков, 1952), были проведены в 1963 г. Растения помещали в условия беспрерывного освещения в сроки, указанные в табл. 3.

У листохвоста лугового несколько генеративных побегов на каждый сосуд образовалось в конце июля. Более развитые укороченные побеги растений, исследованных во все сроки перестановки сосудов с вегета-

ТАБЛИЦА 2

Сроки окончания осенней индукции цветения побегов ежи сборной в разные годы в зависимости от мощности растений к концу вегетации

Показатели учета	Опыты				
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
Дата посева	20 VII 1959	20 V 1961	10 VII 1965	30 VII 1965	20 VIII 1965
Число полностью развернувшихся листьев на главном побеге	5—6	Мощные кусты	10—12	5—6	3—4
Самый ранний срок пересадки растений с делянок, при котором они выколосились в условиях круглосуточного освещения	Нет	30 X 1963	31 X 1965	11 IV 1966	Нет

ционной площадки в условия беспрерывного освещения, имели зачаточное соцветие, дифференцированное в разной степени. Единичные побеги затем выколашивались, примерно через три недели при помещении растений в условия круглосуточного освещения 20 сентября и позднее. Однако у основной массы побегов развитие зачаточного соцветия прекращалось.

ТАБЛИЦА 3

Завершение индукции цветения у растений мятлика лугового в осенних условиях[1]

Начало выращивания при непрерывном освещении	Состояние конуса нарастания главного побега в это время	Дата колошения побегов			Количество генеративных побегов в среднем на сосуд
		первого	последнего	средняя дата	
31 VIII	Вегетативное[2]	Нет	Нет	—	0
10 IX	»	»	»	—	0
20 IX	»	14 X	23 X	20 X	2
1 X	Генеративное[2]	22 X	29 X	26 X	2
10 X	»	31 X	5 XI	2 XI	3
21 X	»	18 XI	23 XI	20 XI	2
30 X	»	21 XI	29 XI	25 XI	7
10 XI	»	29 XI	6 XII	30 XI	8
20 XI	»	11 XII	23 XII	16 XII	7

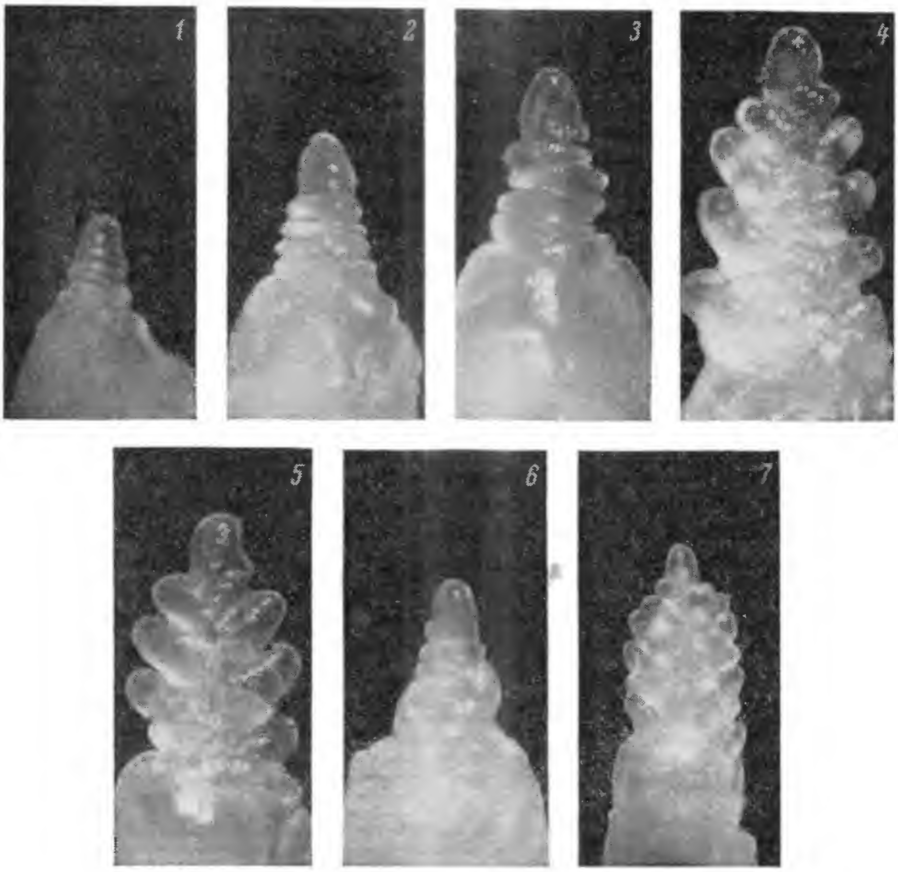
Растения мятлика лугового, взятые с вегетационной площадки 31 августа и 10 сентября, при круглосуточном освещении оставались все время в вегетативном состоянии (см. рисунок, *1*, *6*). При помещении растений в условия непрерывного освещения 20 сентября конусы нарастания побегов также были в вегетативном состоянии (см. рисунок, *2*), но через 24 дня растения начали колоситься и образовали в среднем на сосуд по 2 генеративных побега (табл. 3). У части растений, которые не выколосились, после препарирования были исследованы конусы нарастания побегов. Оказалось, что на главном побеге имелось довольно развитое зачаточное соцветие (см. рисунок, *7*).

Ко времени последующих перестановок растений в условия непрерывного освещения на конусе нарастания побегов первого и более мощных побегов второго порядка были уже заложены меристематические зачатки боковых ветвей будущего соцветия (см. рисунок, *3*, *4*, *5*). При непрерывном освещении растения выколашивались через 3—4 недели. Но, как видно на табл. 3, генеративных побегов формировалось больше, если растения в естественных осенних условиях оставались до 30 октября и дольше.

---

[1] Посев проведен 15 мая 1963 г., выращивалось по 15—17 растений в сосуде диаметром 15 см; при постановке в люминостат было оставлено по 8 растений.

[2] О вегетативном и генеративном состоянии конуса нарастания мятлика дает представление рисунок (*1*, *3*).



Изменение конуса нарастания побегов первого порядка у растений *Poa pratensis* в процессе осенней яровизации.

1, *2*, *3*, *4* и *5* — соответственно 31 августа, 20 сентября, 1, 20 и 31 октября; *6* — 71 день выращивания в условиях непрерывного освещения, начиная с 10 сентября (снимок сделан 20 ноября); *7* — укороченный побег при выращивании в условиях непрерывного освещения с 20 сентября (снимок сделан 20 ноября).

Обсуждение

Исследованные нами злаки заканчивали яровизацию осенью, если растения в период вегетации росли интенсивно или достаточно долго и успевали образовать относительно большое число листьев на побегах. У таких растений ежи сборной и овсяницы луговой индукция цветения завершалась в начале ноября, а у костра безостого — в середине октября. В наших опытах не было более ранних сроков испытания растений костра безостого на завершенность яровизации, но, по данным Ньюэлла (1951), у этого вида в теплице при 16-часовом дне генеративные побеги не образовывались, если клоны с поля брались в августе и сентябре. При пересадке клонов 15 октября и позднее растения в теплице колосились и количество генеративных побегов увеличивалось с запозданием срока пересадки.

У некоторых более мощных растений мятлика лугового яровизация заканчивалась к 20 сентября. У них при непрерывном освещении побеги переходили в генеративное состояние. Приведенные данные вместе с тем показывают, что у мятлика лугового завершение яровизации сопровождается дифференциацией конуса нарастания побегов в зачаточное соцветие в тех же осенних условиях. Это обстоятельство уже отмечалось в литературе (Peterson a. Loomis, 1949). В наших опытах, однако, выявился тот факт, что у большей части побегов заложившиеся зачаточные соцветия могли нормально развиваться при круглосуточном освещении лишь после воздействия на них пониженных температур в конце октября.

Подобные результаты были получены Федоровым (1960а) в опытах с лисохвостом луговым. В наших опытах с этим видом при непрерывном освещении выколашивались лишь единичные побеги при всех сроках переноса растений с вегетационной площадки, начиная с 20 сентября.

Растения ежи сборной и овсяницы луговой при посеве в конце июля и в начале августа и при образовании на главном побеге лишь минимально необходимого для индукции цветения числа развитых листьев, соответственно 6 и 5 (Киршин, 1967), в условиях непрерывного освещения (куда их помещали в конце осени) в генеративное состояние не переходили. Но такие растения сравнительно быстро выходили в трубку и колосились при помещении в эти условия в начале второй декады апреля. При взятии растений из-под снега в марте переход в генеративное состояние не происходил (Киршин, 1958). Следовательно, процесс яровизации у них мог завершиться лишь после схода снега ранней весной.

У растений, образующих осенью не более 4—5 листьев на побеге, что у всех испытанных злаков в полевых условиях всегда наблюдалось при посеве 15—20 августа, яровизация не заканчивалась и весной, поэтому переход побегов в генеративное состояние исключался. Индукция цветения у этих растений проходила осенью после продолжительного роста на втором году жизни, и плодоносить они могли лишь на третьем году жизни. Таким образом, монокарпические побеги овсяницы луговой и ежи сборной при позднем летнем посеве развиваются не по озимому типу, свойственному этим видам (Серебряков, 1952), а по ди- и полициклическому.

Установление сроков завершения яровизации более развитых побегов позволяет сделать заключение и о внешних факторах этого процесса. Федоров (1960б) в опытах с озимой пшеницей показал, что яровизация начинается еще в первой половине сентября. Завершение осенней индукции цветения у костра безостого в середине, а у ежи сборной в конце октября и у овсяницы луговой в начале ноября свидетельствует о том, что этот процесс протекает в то время, когда температура воздуха и почвы в дневные часы бывает положительной и, следовательно, побеги находятся в состоянии медленного роста. Деление клеток, как показано в работах Ф. Э. Реймерса (1957) и Вилленсика (Wellensiek, 1964), является необходимым условием прохождения яровизации при пониженной температуре.

В исследованиях индукции цветения зимующих растений обращается внимание также и на другой фактор, тоже имеющий строгую сезонную периодичность изменения, — на длину дня. Длина дня на широте местности, где проводились наши опыты, изменяется в период с 15 сентября до 1 ноября с 13 до 9 часов. В комплексе с пониженной температурой короткий день, как показано в работах ряда авторов (Peterson a. Loomis, 1949; Newell, 1951; Wysherley, 1952; Gardner a. Loomis, 1953; Hanson a. Sprague, 1953; Bommer, 1959; Разумов, 1961; Федоров, 1968а), является также необходимым фактором яровизации озимых зерновых культур и многолетних трав, а для костра безостого он имеет самостоятельное значение (Корякина, 1964; Киршин, 1970).

Выводы

В жизненном цикле монокарпических побегов многолетних злаков озимого типа развития имеется период физиологической детерминации (индукции) цветения или яровизации. У достаточно развитых растений яровизация происходит в процессе функционирования верхушечной меристемы побегов в условиях пониженной температуры и короткого дня и завершается до наступления зимы. У мятлика лугового завершение осенней индукции цветения сопровождается переходом конуса нарастания побегов в генеративное состояние. У недостаточно развитых за время вегетации растений овсяницы луговой и ежи сборной индукция цветения происходит осенью следующего года и, таким образом, монокарпические побеги развиваются по ди- или по трициклическому типу.

ЛИТЕРАТУРА

Бекетов А. Н. (1951). Есть ли причины предполагать, что формы растений приспособлены к свету? Изв. АН СССР, сер. биолог., 6. — Вильямс В. Р. (1949). Естественно-научные основы луговодства или луговедение. Собр. соч., 4. Луговодство. — Душечкин В. И. (1951). В каком состоянии зимуют побеги многолетних трав. ДАН СССР, 76, 6. — Заблуда Г. В. и Г. Н. Кузнецова. (1959). Морозостойкость озимой пшеницы и ржи в зависимости от состояния развития и роста растений в осенний период. Тез. докладов конф. по физиолог. устойчивости растений. — Киршин И. К. (1958). Цикл сезонного развития многолетних злаковых трав на Среднем Урале. — Киршин И. К. (1962). Значение способов и сроков посева лугопастбищных трав на семена в условиях Среднего Урала. Матер. Уральск. совещ. по землед. и кормлению сельскохоз. животных, 2. Растениеводство. — Киршин И. К. (1967). Динамика роста и генеративного развития многолетних злаков. Автореферат докт. диссерт. — Киршин И. К. (1970). Осенняя индукция цветения многолетних злаков. С.-х. биолог., 5, 6. — Корякина В. Ф. (1964). Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. — Лысенко Т. Д. (1952). Стадийное развитие растений. — Разумов В. И. (1961). Среда и развитие растений. — Реймерс Ф. Э. (1957). Взаимосвязь процессов роста и развития в онтогенезе растений. Бот. журн., 42, 10. — Ржанова Е. И. (1957). Биологические основы культуры многолетних злаков. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Смелов С. П. (1966). Теоретические основы луговодства. — Федоров А. К. (1960а). О развитии многолетних трав. Тр. Инст. генет. АН СССР, 27. — Федоров А. К. (1960б). О продолжительности стадии яровизации у озимой пшеницы в полевых условиях. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5. — Федоров А. К. (1968а). Биология многолетних трав. — Федоров А. К. (1968б). Об индивидуальном развитии хлебных злаков и многолетних трав. С.-х. биолог., 3, 2. — Bommer D. (1959). Über Zeitpunkt und Verlauf der Blütendifferenzierung bei perennien den Gräsern. Zeitschr. Acker- u. Pflanzenbau, 109, 1. — Cooper J. P. (1960). The use of controlled life cycles in the forage grasses and legumes. Herb. Abstr., 30, 2. — Cooper J. P., D. M. Calder. (1964). The inductive requirements for flowering of some temperate Grasses. Journ. Brit. Grasland Soc.. 19, 1. — Evans L. T. (1964). Reproduction. In: Grasses and Grassland. — Gardner F.-P., W. E. Loomis. (1953). Floral induction and development in Orchard grass. Plant Physiol., 28, 2. — Hanson A. A. a. V. G. Sprague. (1953). Heading of perennial grasses under Greenhouse conditions. Agron. Journ., 45, 6. — Klebs G. (1918). Über die Blütenbildung von *Sempervivum*. Flora, NF, 11—12. — Newell L. C. (1951). Controlled life cycles of bromegrass, *Bromus inermis* Leyss., used in improvement. Agron. Journ., 43, 9. — Peterson M. L. a. W. E. Loomis. (1949). Effects of Photoperiod and Temperature on growth and flowering of Kentucky Bluegrass. Plant Physiol., 24, 1. — Wellensiek S. J. (1964). Dividing cells as the prerequisite for vernalization. Plant Physiol., 39, 5. — Wycherley P. R. (1952). Temperature and photoperiod in relation to flowering in three perennial grass species. Mededelingen Landbounwhoogeschool, Wageningen, 52, 2.

Уральский
государственный университет,
г. Свердловск.

(Получено 18 I 1971).

SUMMARY

Some perennial grasses, grown on plots or in vessels were placed at different time during autumn, the beginning of winter and early spring, in the conditions of permanent illumination, and the development of generative shoots has been watched. In the developed individuums the induction of flowering was completing in autumn. The earliest date of this process' completion was stated: in *Festuca pratensis* Huds. — november 5th, in *Dactylis glomerata* L. — october 30th, in *Bromus inermis* Leyss. — october 15th, in *Poa pratensis* L. — september 20th. The completion of autumn induction of flowering in *Poa pratensis* was accompanied by the transformation of shoot growing cone into the state of a rudimentary inflorescence. In plants *Festuca pratensis* and *Dactylis glomerata*, which had formed only 5—6 leaves on the main sprout in the year of sowing, the induction of flowering was completed after the disappearence of snow in spring, and in plants, still less developed — in the autumn on the second year of life.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.672.1 : 582 : 001.4

И. А. Ильинская

О *TROCHODENDROIDES ARCTICA* И *T. RICHARDSONII*

I. A. ILJINSKAJA. ON *TROCHODENDROIDES ARCTICA* AND *T. RICHARDSONII*

Всестороннее исследование остатков растений, опубликованных под родовыми названиями *Trochodendroides*, *Cercidiphyllum*, *Trochodendron* и *Tetracentron*, а также морфологии листьев современных представителей последних трех родов и новые ископаемые материалы позволили установить, что типы видов *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry и *T. richardsonii* (Heer) Krysht. и бо́льшая часть остатков, описанных под этими названиями, были ошибочно отнесены к роду *Trochodendroides*.

Тип вида *T. arctica* из нижнетретичных отложений Гренландии, так же как и подавляющая масса остатков, опубликованных под этим названием, относится к виду рода *Cocculus* — *Cocculus arctica* (Heer) Iljinskaja comb. nov. = *Populus arctica* Heer, 1868, Fl. foss. arctica, v. I: 100, t. V, fig. 1, 2 (верхний лист), 3, 5, 7, 8; t. VIII, fig. 5, non: t. IV, fig. 6a, 7; t. V, fig. 2 (нижний лист), 4, 6, 9—13; t. VIII, fig. 6?; t. XVII, fig. 5b, 6? Лектотип: Heer, l. c. t. V, fig. 8.

Тип вида *Trochodendroides richardsonii* (Heer) Krysht. из нижнетретичных отложений Гренландии относится к виду рода *Cercidiphyllum* — *Cercidiphyllum richardsonii* (Heer) Iljinskaja comb. nov. = *Populus richardsonii* Heer, 1868, Fl. foss. arctica, v. I: 98, t. IV, fig. 3, 4, 6b; t. VI, fig. 7, 8; t. IV, fig. 2?, 5?, non t. IV, fig. 1; t. XV, fig. 1c. Лектотип: Heer, l. c. t. IV, fig. 3.

Однако большинство остатков, опубликованных под названием *Trochodendroides richardsonii*, принадлежит не к *Cercidiphyllum richardsonii*, а к виду рода *Cocculus* — *Cocculus kryshtofovichii* Iljinskaja sp. n.: листья цельные, с крупными трапециевидными неравными, иногда лопастевидными зубцами, разделенными острыми или со слегка закругленным дном выемками, глубина которых возрастает от верхушки к периферии листа. Базальных жилок 2—3 пары.

От *C. arctica* (Heer) Iljinskaja отличается крупными зубцами, разделенными узкими выемками.

Голотип: отп. Е16—15 колл. 6363, верхний мел, датский ярус, Буреинский Цагаян. Хранится в ЦНИГР музее. Изображен под названием *Trochodendroides richardsonii* в работах: Байковская, 1956, табл. XVI, фиг. 3; Криштофович и Байковская, 1966, табл. X, фиг. 1.

Вид назван в честь А. Н. Криштофовича.

ЛИТЕРАТУРА

Байковская Т. Н. (1956). Верхнемеловые флоры Северной Азии. Тр. БИН АН СССР, сер. VIII, 2. — Криштофович А. Н. и Т. Н. Байковская. (1966). Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области. В кн.: А. Н. Криштофович. Избр. тр., 3. — Heer O. (1968). Flora fossilis arctica, I.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 VI 1971).

УДК 582.919.2 : 582.001.4

И. А. Линчевский

ЗАМЕТКИ О *LIMONIACEAE*. 3[1]

I. A. LINCZEVSKI. NOTES ON *LIMONIACEAE*. 3.

Публикуются первоописания и новые номенклатурные комбинации для нескольких таксонов из сем. *Limoniaceae* Lincz. (*Plumbaginaceae* Juss. p. p.).

1. **Popoviolimon**[2] Lincz. gen. nov. — *Cephalorrhizum* M. Pop. et Korov. sec. Lincz. 1952, Fl. URSS 18 : 405, p. p. — Calyx infundibuliformis, basi rectus, tubo ob nervos latissimos inter se conjunctos ex toto coriaceo-herbaceo, limbo late campanulato, membranaceo, obsolete 5-lobo, nervis latis crassisque, ante limbi mediam subito evanidis. Corolla parva, calycem parum superans, petalis violaceo-rubris, liberis, ima basi tantum inter se et cum filamentis breviter cyathiformiter connatis, post anthesin confluenti-involutis (corculatis). Filamenta glabra, libera, ima basi tantum cum petalis et inter se breviter cyathiformiter connata, inferne valde dilatata. Styli basi approximati, liberi, glabri. Stigmata depresso (subhemisphaerico) capitata. Ovarium oblongo lineare vel oblongo ovatum, pentagonum. Fructus oblongo linearis, operculo minimo apice circumscisso dehiscens. — Planta perennis, radice crasso, collo radicis ob foliorum vetustorum reliquia vestito ovoideo vel sphaeroideo incrassato, foliis omnibus rosulatis, sat magnis numerosisque, oblongo-spathulatis, scapis sat altis (35—45 cm), erectis, crassis, firmis, in dimidio superiore simpliciter paniculato-ramosis, ramulis tenuibus brevibusque, spicis densis, 3—6-spiculatis, spiculis 2—3(4)-floris, bracteis magnis suborbiculatis, calycem suboccultantibus, dorso late coriaceo-herbaceis, margine latissime albo-membranaceis, apice vix cuspidatis.

Typus: *P. turcomanicum* (M. Pop. ex Lincz.) Lincz.

Differt a *Goniolimone* Boiss. cui habitu plus minusve congruit, stylis glabris (nec longiuscule papillosis) et ovarii forma, a *Cephalorrhizo* M. Pop. et Korov. scapis simpliciter (nec multoties) ramosis, spicis aliter dispositis, spiculis multifloris (nec unifloris), calycis structura insignis, bracteis spicularum peculiaribus, habitu alieno.

2. **Popoviolimon turcomanicum** (M. Pop. ex Lincz.) Lincz. comb. nov. — *Cephalorrhizum turcomanicum* M. Pop. ex Lincz. 1952, Fl. URSS 18 : 746, tab. 20, fig. 4. — Distrib. geogr.: Turcomania, montes Kopetdagh orientalis.

3. **Neogontscharovia**[3] Lincz. gen. nov. — *Acantholimon* sect. *Gontscharovia* Lincz. 1952, Fl. URSS 18 : 744. — Calyx subtubulosus, anguste obconicus, tenuiter membranaceus, basi valde obliquus, conspicue pedicellatus, limbo anguste campanulato, 10-lobo, nervis plus minusve angustis. Corolla haud ampla, petalis pallide roseis vel lilacinis, liberis, ima basi tantum

---

[1] 1-е и 2-е сообщения опубликованы в «Новостях систематики высших растений», 6 (1969) и 8 (1971).

[2] В память М. Г. Попова (1893—1955).

[3] В память Н. Ф. Гончарова (1900—1942).

inter se et cum filamentis breviter subcyathiformiter connatis, post anthesin confluenti-involutis (corculatis). Filamenta glabra, libera, ima basi tantum cum petalis breviter connata, inferne valde dilatata. Styli basi approximati, inter se cohaerentes, dein liberi, glabri. Stigmata depresso (subhemisphaerico) capitata. Ovarium sublineare, utrinque, imprimis superne, attenuatum, pentagonum. Fructus sublinearis, operculo minimo apice circumscisso dehiscens. — Plantae fruticulosae, depresso-pulvinatae, ramis brevibus, densissime foliosis, foliis planis, lineari-lanceolatis vel linearis, rigidiusculis, apice breviter mucronatis, scapis plus minusve elongatis, tenuissimis, simplicibus vel breviter, simpliciter ramosis, floribus in spiculis 2—5-floris, in spicas plus minusve laxas dispositis.

Typus : *N. miranda* (Lincz.) Lincz.

A generibus *Limonium* Mill., *Limoniopsis* Lincz., *Acantholimon* Boiss. differt : a primo — stigmatis capitatis nec filiformi-cylindricis, a secundo — foliis aliis, eis *Acantholisonis* subsimilis et scapis peculiaribus, a tertio — spicularum calycumque fabrica, ea specierum nonnularum *Limonii* admonenti et toto habitu insigni.

4. **Neogontscharovia miranda** (Lincz.) Lincz. comb. nov. — *Acantholimon mirandum* Lincz. 1952, Fl. URSS 18 : 742, tab. 19, fig. 1, 1a. — Distrib. geogr. : Tadzhikistania, declivia australia jugi Hissarici.

5. **Neogontscharovia mira** (Lincz.) Lincz. comb. nov. — *Acantholimon mirum* Lincz. 1952, Fl. URSS 18 : 743. — Distrib. geogr. : Tadzhikistania, declivia australia jugi Hissarici.

6. **Neogontscharovia saxifragifolia** (Rech. f. et Koeie) Lincz. comb. nov. — *Acantholimon saxifragaefolium* Rech. f. et Koeie, 1963, Symb. Afgh. 5 : 154, fig. 111, 112. — Distrib. geogr. : Afghania orientalis, vallis Logar in viciniis urbis Cabul.

7. **Bukiniczia**[1] Lincz. gen. nov. — *Statice* sect. *Schizhymenium* Boiss. 1848, in DC. Prodr. 12 : 665, p. p. — Calyx subtubulosus, anguste obconicus, tenuiter membranaceus, basi valde obliquus, conspicue pedicellatus, limbo anguste campanulato, 5-lobo, nervis inferne striatim bifidis, superne sat latis validisque, post anthesin recurvo-patulis, limbum in 5 lobos profunde lecerantibus, Corolla haud ampla, petalis albidis, nervo medio roseo vel violaceo, liberis, ima basi tantum inter se et cum filamentis breviter (ad dimidium ovarii) cyathiformiter connatis, post anthesin confluenti-involutis (corculatis). Filamenta glabra, libera, ima basi tantum cum petalis breviter connata, inferne parum dilatata. Styli basi approximati, inter se cohaerentes, dein liberi, glabri. Stigmata oblongo (subcylindrico) capitata. Ovarium sublineare, utrinque, imprimis superne, attenuatum, pentagonum. Fructus subcinearis, operculo minimo apice circumscisso dehiscens. — Planta perennis (vel interdum biennis?), caudice monocephalo, incrassato, foliis in rosulam radicalem densissime congestis, cuneato-spathulatis, obtusis, mucronatis, scapis virgatis, teretibus, elatis, dichotome et stricte ramosis, ramis valde elongatis, floribus in spiculis 1—4-floris secus ramos remotis, spicas longissimas, laxissimas formantibus.

Typus : *B. cabulica* (Boiss.) Lincz.

Planta insignis, a *Limonio* Mill. stigmatis oblongo (subcylindrico) capitatis (nec filiformi-cylindricis), a *Goniolimone* Boiss. cui foliis congruit, stylis glabris (nec longiuscule papilisosis), filamentis glabris, spicularum calycumque fabrica eximie differt.

8. **Bukiniczia cabulica** (Boiss.) Lincz. comb. nov. — *Statice cabulica* Boiss. 1848, in DC. Prodr. 12 : 666. — *Limonium cabulicum* (Boiss.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 393. — *Goniolimon cabulicum* (Boiss.) Mobayen, 1964, Rev. Tax. Acantholimon : 311. — Distr. geogr. : Afghania orientalis, in viciniis urbis Cabul praecipue.

9. **Bamiania** Lincz. gen. nov. — *Cephalorrhizum* M. Pop. et Korov.

---

[1] В память Д. Д. Букинича (1882—1939), географа, гидрогеолога и этнографа, спутника Н. И. Вавилова в путешествии по Афганистану в 1924 г., собравшего хорошую коллекцию растений.

sec. Rech. f. 1964, Anzeig. Akad. Wiss. (Wien) 101 : 402. — Calyx infundibuliformis, tenuiter membranaceus, basi rectus, limbo campanulato, subtruncato, obsolete 10-lobo, irregulariter crenulato, nervis plus minusve angustis, ante marginem evanidis vel ad marginem usque productis. Corolla ampla, petalis sordide carneis vel roseolis, nervo medio intensior colorato, liberis, ima basi tantum inter se breviter subcyathiformiter connatis, post anthesin irregulariter confluenti-contortis (non corculatis). Filamenta glabra, libera, ima basi tantum cum petalis breviter connata, inferne sat dilatata. Styli basi approximati, liberi, glabri. Stigmata oblique oblongo-capitata. Ovarium anguste ovatum vel sublanceolatum, pentagonum, superne vix constrictum. Fructus sublinearis, operculo minimo apice, in loco constrictionis, circumscisso dehiscens. — «Suffrutex humilis validus trunco usque ultra 2 cm crasso ramis crassis brevibus»... (K. H. Rechinger, l. c. 1964 : 402), foliis minimis, rosulatis, inermibus vel subinermibus (apice vix mucronatis), carnosulis, planis, a rhomboideis ad lineari-oblanceolata vel sublinearia, petiolis basi dilatatis, late membranaceo-marginatis, scapis humilibus (3—10 cm altis), spicis dense, distiche 5—9 (11)-spiculatis, ad apicem scapi cymoso-congestis, spiculis unifloris, tribracteatis, bracteis dorso late coriaceo-herbaceis, margine plus minusve late membranaceis apice crasse cuspidatis.

Typus : *B. pachycorma* (Rech. f.) Lincz.

Planta mirabilis, inopinata, habitu vero suffruticoso, ramis lignosis foliisque, imprimis petiolis eis structura, speciebus sectionis *Sarcophyllum* (Boiss.) Lincz. generis *Limonium* Mill. admonens, tamen scapis et spicis spiculisque atque stigmatis capitatis speciebus nonnulis sectionis *Acantholimon* generis *Acantholimon* Boiss. sat propinqua est A *Cephalorrhizo* M. Pop. et Korov. et *Chaetolimone* (Bunge) Lincz. foliis, scapis, spicis spiculisque etc. structura atque natura aliena (suffrutex ramosus nec planta perennis herbacea collo radicis tantum lignoso) discedens.

10. **Bamiania pachycorma** (Rech. f.) Lincz. comb. nov. — *Cephalorrhizum pachycormum* Rech. f. 1964, Anzeig. Akad. Wiss. (Wien) 101 : 402. — Distrib. geogr. : Afghania centralis, Bamian, septentrionem a jugo Kuhi-Baba.

11. **Limonium grubovii** Lincz. sp. nov. (Sect. *Plathymenium* (Boiss.) Lincz.). — Perenne, ca. 30 cm altum, totum praeter calycem glabrum. Radix sat tenius, collo incrassato. Folia omnia radicalia, non numerosa, glaucescenti-viridia, oblongo-spathulata, in petiolum attenuata, 2—5 cm lg. et 1—1.2 cm lt., apice rotundata, vix mucronulata. Scapus erectus, in dimidio superiore multoties divaricato-ramosus, ramis strictis vel vix curvatis, ramulis sterilibus paucis. Spicae ca. 1—2 cm lg., sat dense 3—6-spiculatae, ad ramorum extremitates dispositae, inflorescentia corymbosa formantes. Spiculae 6—9-florae; bractea exterior ca. 2 mm lg., rotundato-triangulata, acuminata, late membranaceo-marginata; bractea interior prima exteriore subtriplo longior, valde concava et flores amplectens, coriaceo-herbacea, late membranaceo-marginata. Calyx ca. 6 mm lg., late infundibulifomis; tubus obconicus, ca. 3 mm lg. et 1—1.5 mm lt., dense ciliato-pilosulus; limbus ca. 5 mm in diam., sulphureus, obsolete 10-lobus, lobis 5 late triangulatis, nervis paulo ante marginem evanidis vel ad marginem usque productis, ac lobis 5 intermediis, rotundatis, enerviis; petala flava.

Typus : Mongolia orientalis, in steppa salsuginosa australem versus a lacu Lag-nur, 13 VIII 1970, V. Grubov, N. Ulzijchutag, G. Tserenbalzhid (LE).

A *Limonio bicolore* (Bunge) Kuntze statura humiliore, inflorescentia dense corymbosa (nec laxe paniculata), a *L. bungeano* (Boiss). Kuntze calycibus eximie sulphureis (nec roseis vel roseo-albidis) statim dignoscitur.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 VII 1971).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.555 : 581.524.3 : 581.526.534 (575.4)

Г. С. Каленов

СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДРЕВНЕЙ ДЕЛЬТЫ РЕКИ ТЕДЖЕН

G. S. KALENOV. THE VEGETATION SUCCESSIONS OF THE TEDZHEN-RIVER ANCIENT DELTA

На юге Центральных Каракумов расположена древняя дельта р. Теджен, сформировавшаяся в среднечетвертичное время. Дельта представлена слабонаклонной глинистой равниной, местами перекрытой эоловыми песками. В настоящий период глинистые поверхности дельты р. Теджен после стадии такырообразования постепенно зарастают высшими растениями, преимущественно полукустарниками.

В процессе эволюции растительного покрова здесь, на глинистых поверхностях, наблюдается целый ряд последовательных смен растительных сообществ. Сукцессия направлена в сторону зарастания такыров по схеме: водорослевый такыр→ →тетырник→полынник→полынник, боялычник. Такой последовательности зарастания такыров способствуют следующие факторы: неоднородность такыров по механическому и солевому составу; влияние растений и в первую очередь их корневых систем на почвогрунты; навевание эоловых песков на глинистые поверхности.

На аккумулятивных эоловых песках, перекрывающих древнюю дельту р. Теджен, распространены преимущественно сообщества кандымовой формации. Лишь на обарханенных вершинах крупных гряд и бугров группировки кандыма уступают место крупному злаку — селину. Кажущееся на первый взгляд равновесие между сообществами кандыма и селина весьма динамично и оно все время смещается или в сторону формирования кандымовых группировок, или же в направлении образования селинников по схеме: кандымник⇄кандымник, селинник⇄селинник⇄барханные пески.

На юге Центральных Каракумов расположена обширная древнедельтовая равнина р. Теджен, простирающаяся в северо-западном направлении до меридиана ст. Геок-Тепе. Возраст слагающих ее аллювиально-дельтовых осадков датируется как среднечетвертичный и соответствует хвалынскому времени (Граве, 1957). Эти осадки представлены примерно в равном соотношении глинистым и песчаным материалом, по крайней мере в верхней десятиметровой толще. Общая же мощность древнедельтовых тедженских отложений не превышает 30—40 м (Бердыев, 1965). Глинистые горизонты обычно загипсованы и переслаиваются с желтоватыми тонкозернистыми песками, переходящими иногда в алевриты. Мощность глинистых горизонтов по простиранию крайне не выдержана и колеблется от нескольких сантиметров до 1.5—2 м.

В настоящее время древнедельтовые отложения р. Теджен образуют слабонаклонную глинистую равнину, перекрытую в различной степени аккумулятивными эоловыми песками. Последние образовали разнообразные формы песчаного рельефа: гряды, бугры, барханы и др. Преобладающими формами эолового рельефа являются крупные, меридионально вытянутые гряды, протяженностью до нескольких десятков километров с относительным превышением 10—20 м. Между ними обычно расположены более мелкие гряды, а также мелкобугристые и полого-волнистые пески. Такое сочетание глинистых поверхностей с эоловыми-песчаными грядами образует так называемый грядово-такырный комплекс. Формирование этого комплекса началось несколько десятков тысяч лет назад, срок, который был необходим для образования эоловых форм рельефа на древних дельтовых отложениях р. Теджен за счет главным образом приноса песчаного материала со стороны отложений каракумской свиты. По А. В. Сидоренко (1956), эти пески относятся к категории перемещенных. Л. Г. Добрин и др. (1966) считают, что в этом районе гряды наращивались со скоростью одного километра в тысячелетие. Если условно принять эту величину, то для перемещения песков на их максимальное расстояние — от 40 до 60 км, которое наблюдается в этой части южной окраины Каракумов, потребовалось от 40 до 60 тысяч лет. Такой срок можно считать более или менее реальным, если учесть, что периферия древней дельты р. Теджен сформировалась в раннехвалынское время, т. е. около 60—85 тысяч лет назад.

Таким образом, грядово-такырный комплекс на древнедельтовых отложениях р. Теджен существует относительно длительное время, вполне достаточное для сформирования здесь современного растительного покрова с его коренными сообществами и их антропогенными вариантами.

Как известно, при заселении растительностью аллювиально-дельтовых отложений после прекращения процесса водной аккумуляции происходит определенная смена растительных сообществ (Коровин, 1934; Попов, 1940; Пельт, 1951; Родин, 1963, и др.). Л. Е. Родин (1963) на основании личных наблюдений и данных других исследователей приводит несколько различных вариантов смен растительности для некоторых дельт аридных зон Средней Азии. Так, для долины Сырдарьи отмечен следующий ряд: тугай→черносаксаульник→такыр→биюргунник → боялычник.

В древней дельте Мургаба смена растительности представлена в такой последовательности: туранговый лоховый тугай→гребенщиково-черносаксаульник→черносаксаульник→такыр→тетырник→полынник (зональный тип).

Эти сукцессии, как и целый ряд других, имеют определенные черты общности. Например, для них характерна тугайная фаза развития. При этом общим рядом для этой фазы является гребенщиковый тугай. Вслед за гребенщиком чаще всего формируются черносаксаульники, но иногда, как например в низовьях Зеравшана и Кашка-Дарьи, развиваются сообщества джингиля. По мере дальнейшего снижения уровня грунтовых вод до глубин, практически не доступных корневым системам, тугайная фаза в ее типичной форме прекращает свое существование. Однако черносаксаульники продолжают существовать благодаря своей мощной корневой системе, которая в состоянии обеспечивать удовлетворительный рост растений (Родин, 1963). Правда, в этих условиях черный саксаул уже не образует густых зарослей и размеры его становятся значительно меньшими. С течением времени, если следовать общепринятой схеме, черносаксаульники, как правило, сменяются водорослевыми такырами.

Древнедельтовым отложениям р. Теджен наиболее близка схема смены растительных сообществ, которая, по Родину (1963), присуща древней дельте Мургаба. Если же говорить точнее, то эта схема характерна именно для древнедельтовой равнины Теджена. На Мургабской же древней дельте после образования такыров наблюдается несколько иная смена растительных сообществ. При зарастании такыров формируются сообщества кевреика *Salsola orientalis* S. G. Gmel., а не тетыра (Никитин, Мещеряков, 1952). Поэтому наличие тетырников на древнедельтовых отложениях Теджена и отсутствие их в Мургабской дельте позволяет четко отграничивать поверхности этих двух древних дельт.

В настоящее время грунтовые воды на периферии древней дельты Теджена залегают на глубине от 18 до 25 м. Вследствие этого они практически не доступны растениям, в том числе черному саксаулу. Однако и теперь на глинистых равнинах древней дельты р. Теджена встречаются иногда единичные экземпляры черного саксаула. Но они не являются прямыми свидетелями черносаксаульников былой тугайной фазы, давно переставших существовать. Это остатки сообществ черносаксаульников, которые приспособились к более жестким для них условиям местообитания. Таковыми являются подошвы песчаных гряд на контактах их с такырами и маломощные пески. По свидетельству местных старожилов, еще совсем недавно, примерно 50—60 лет тому назад, в межгрядовых понижениях произрастали сообщества черного саксаула с максимальной высотой отдельных экземпляров до 2—2.5 м. Лишь в результате вырубки на топливо эти черносаксаульники прекратили свое существование. Приуроченность их к подошвам песчаных гряд и маломощным пескам объясняется тем, что здесь возникают дополнительные условия увлажнения за счет подпитывания водами, которые скапливаются на такырах после интенсивных осадков. Кроме того, глинистые поверхности, на которые в большинстве случаев наложены эоловые пески, играют роль водоупора и не позволяют избыточному количеству влаги проникать в более глубокие слои почвогрунтов. С точки зрения лесорастительных условий, указанные элементы рельефа можно считать в некоторой степени удовлстворительными для произрастания черного саксаула.

В настоящий период глинистые поверхности древней Тедженской дельты после стадии такырообразования постепенно зарастают высшими растениями, главным образом представителями полукустарничковой жизненной формы, а территории, занимаемые водорослевыми такырами, соответственно сокращаются. Это зарастание идет по схеме: водорослевый такыр→тетыр→полынь. В сменах растительных рядов, приводимых для древних среднеазиатских дельт, полынник как зональный тип растительности нередко указывается последним звеном. Однако в своеобразных условиях древней тедженской дельты, где глинистые поверхности чередуются с песками и испытывают их постоянное влияние, полынники, хотя и являются длительно существующими сообществами. постепенно сменяются боялычниками.

Как уже указывалось выше, на такырах древней Тедженской дельты первоначально формируются сообщества тетыра. Появление на такыровых поверхностях кустиков тетыра способствует аккумуляции песка на прикустовых пятнах. Слой накапливаемого при этом песка составляет обычно несколько сантиметров. Однако этого количества песчаного наноса уже достаточно для появления здесь вначале немногочисленных, а затем все большего числа особей полыни. Более высокая и густая надземная часть полыни, по сравнению с тетыром, еще активнее аккумулирует песок, что способствует ее дальнейшему разрастанию сначала до отдельных куртин, а затем до диффузного покрова. В результате этого процесса тетырники постепенно сменяются полынными сообществами. Еще М. Г. Попов (1940) указывал, что аллювиальные пустыни необычайно динамичны и одним из факторов смен растительных сообществ является опесчанивание такыровых поверхностей. Подобное явление отмечает и И. И. Гранитов (1964).

В отличие от тетырников, более или менее однородных по флористическому составу и строению, полынные группировки, сформированные на наносных (на глинистые поверхности) песках, отличаются значительно большим флористическим разнообразием и более сложной структурой. Подобная закономерность отмечается также для Северо-Западной Туркмении (Нечаева, 1956). Это вызвано прежде всего различной мощностью песчаных наносов, которые разнообразят эдафические условия существования растительности, поскольку изменяются водный режим и физико-химические свойства почвогрунтов. Лишь в начальной стадии формирования полынников, когда мощность песчаного чехла не превышает 5—10 см, их флористический состав относительно беден. На этих маломощных наносах песка обычно развивается эфемеровая синузия из *Eremopyrum buonapartis* (Spreng.) Nevski. Здесь же продолжает встречаться тетыр, но уже в роли субэдификатора. Наличие даже небольшого песчаного чехла на такыровидной поверхности оказывает угнетающее действие на произрастание тетыра. Дальнейшее увеличение мощности песчаных наносов на глинистых поверхностях способствует поселению все большего числа различных видов растений, вплоть до псаммофитов. По мере разрастания полынных группировок и увеличения численности особей полыни на единицу площади происходит дальнейшая аккумуляция песчаного материала. При мощности песчаного чехла 25—30 см в полынниках заметную роль начинает играть низкорослый кустарник боялыч *Salsola arbuscula* Pall. Более крупные кусты боялыча также способствуют накоплению песка, особенно в прикустовой части. Высота прикустовых бугров возле боялыча нередко достигает 40—50 см, и мелкокочковатый рельеф, характерный для сообществ тетыра и полыни, нередко принимает мелкобугристый облик. Вслед за боялычем начинают поселяться кустарники — псаммофиты *Calligonum setosum* Litv., *Salsola richteri* Kar., *Aellenia subaphylla* var. *arenaria* Drob., а из полукустарников — *Astragalus longipetiolatus* M. Pop. Из многолетних трав на наносных песках, мощностью не менее 0.3—0.5 м, в первую очередь появляется эфемероид *Carex physodes* M. B., являющийся основным закрепителем песчаной поверхности в Каракумах. Поэтому аккумуляция песка на прикустовых пятнах и формирование маломощного песчаного чехла происходят более интенсивно до момента зарастания песчаной поверхности илаком. Из других видов многолетних трав на маломощных наносных песках встречаются *Haplophyllum pedicellatum* Bge. и *Aristida pennata* Trin. Причем *H. pedicellatum* в описываемом районе встречается только на наносных песках небольшой мощности. Однолетние травы чаще всего представлены различными видами эфемеров, обычных для песков Каракумов. На участках, где мощность песчаного чехла достигает 0.5 м и выше, но не более 2.5—3 м, полынь уступает свою доминирующую роль боялычу. Здесь наблюдается наиболее широко распространенная ассациация — илаково-полынный боялычник (Salsola arbuscula — Artemisia kemrudica — Carex physodes) нередко при участии в ней *Calligonum setosum.* В некоторых случаях обилие *C. setosum* возрастает настолько, что этот кустарник становится эдификатором, образуя ассоциацию Calligonum setosum + Salsola arbuscula — Artemisia kemrudica — Carex physodes.

Таким образом, в процессе эволюции растительного покрова древней дельты р. Теджен наблюдается целый ряд последовательных смен растительных сообществ. Непосредственно на аллювиально-дельтовых отложениях, представленных главным образом глинистыми равнинами, сукцессия направлена в сторону зарастания такыров по схеме: водорослевый такыр → тетырник → полынник → полынник, боялычник. Факторы, способствующие такому зарастанию, могут быть различными. Одним из них является неоднородность такыров по механическому составу и засоленности. Нередко встречаются участки такыров с глинистыми укороченными горизонтами небольшой мощности, которые начинают зарастать в первую очередь. Такие участки служат как бы очагами растительности для ее последующего расселения на других окружающих их глинистых территориях. Нельзя также не учитывать влияния самих растений и в первую очередь их корневых систем на почвогрунты при зарастании такыров. Другим не менее важным фактором следует считать опесчанивание глинистых поверхностей, которое резко ускоряет процесс их зарастания высшими растениями. Этот процесс можно назвать естественной фитомелиорацией такыров.

Глинистые поверхности древней дельты р. Теджен в какой-то мере представляют собой поле породы с некоторыми литологическими нюансами и соответствующим разнообразием почвенно-растительного покрова. С. В. Викторов (1955) понимает под полем породы территорию, которая сложена на всем своем протяжении одной и той же литологической разностью. При этом подчеркивается, что на одной и той же породе в пределах определенного района можно встретить различные растительные сообщества, на них произрастающие. Это разнообразие растительных группировок объясняется развитием рельефа, проявлением тектонических процессов, а также процессами образования наносов, суффозиями и другими явлениями, протекающими с неодинаковой скоростью и неодновременно на всей территории. Поскольку дельтовые отложения в большинстве случаев характеризуются пестрым литологическим составом, изменяющимся как в вертикальном направлении, так и по простиранию, то их точнее следует именовать не полем одной и той же породы, а полем литолого-генетического комплекса.

Рассмотренная выше динамика растительного покрова характерна для древней аллювиально-дельтовой равнины р. Теджен, представленной в основном глинистыми поверхностями. Как уже указывалось, эти поверхности в значительной степени перекрыты эоловыми песками, чаще всего в форме гряд различной мощности. На таких песках, мощностью свыше трех метров, наблюдаются сугубо псаммофильные сообщества широко распространенной здесь кандымовой формации. Эта формация представляет собой антропогенный вариант некогда существовавших в описываемом районе белосаксаульников. Сейчас белый саксаул вырублен на огромной территории южной окраины Центральных Каракумов, и естественный ход его восстановления при современной хозяйственной деятельности практически невозможен. Поэтому кандымники в этих условиях могут существовать длительное время. Группировки кандыма на песках встречаются повсеместно за исключением сильно обарханенных вершин некоторых крупных гряд и бугров, где они уступают место крупному рыхлокустовому злаку селину *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. Кажущееся на первый взгляд равновесие между сообществами кандыма и селина весьма динамично и оно все время смещается или в сторону формирования кандымовых группировок, или же в направлении образования селинников. Эти смены происходят в зависимости от усиления или ослабления процессов, вызывающих развевание песчаной поверхности. Схематически эту смену в общих чертах можно представить в такой последовательности: кандымник⇄кандымник, селинник⇄селинник⇄барханные пески.

ЛИТЕРАТУРА

Бердыев Г. (1965) Четвертичные отложения Туркменистана. В сб.: Вопросы геологии Туркмении. — Викторов С. В. (1955). Использование геоботанического метода при геологических и гидрогеологических исследованиях. — Граве М. К. (1957). Северная подгорная равнина Капетдага. — Гранитов И. И. (1964). Растительный покров Юго-Западных Кызылкумов, I. — Добрин Л. Г., И. П. Свинцов, С. А. Санин, А. П. Иванов. (1969). Характеристика ветроэрозионного состояния зоны проложения автомобильной дороги Ашхабад—Дарваз — Ташауз. Рукописный отчет. Фонды Инст. пустынь АН Туркм. ССР. Ашхабад. — Коровин Е. П. (1934). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. — Нечаева Н. Т. (1956), Полынно-солянковые пастбища Северо-Западного Туркменистана. Тр. Инст. животноводства, I. — Никитин В. В., А. А. Мещеряков. (1952). Растительность Мургабского оазиса и ее связь с почвенно-грунтовыми условиями. Тр. первой сессии АН Туркм. ССР. — Пельт Н. Н. (1951). Земли древнего орошения, Природа, 1. — Попов М. Г. (1940). Растительный покров Казахстана. — Родин Л. Е. (1963). Растительность пустынь Западной Туркмении. — Сидоренко А. В. (1956). Эоловая дифференциация вещества в пустыне. Изв. АН СССР, сер. географ., 3.

Институт пустынь
Академии наук
Туркменской ССР,
Ашхабад.

(Получено 30 IV 1970).

УДК 581.9 (517.3)

В. И. Грубов

НОВОЕ ДОПОЛНЕНИЕ К СПИСКУ ФЛОРЫ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ

V. I. GRUBOV. A NEW CONTRIBUTION TO THE LIST OF FLORA OF THE MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC

Научная обработка (определение) гербарных коллекций, собранных в Монгольской Народной Республике за летний полевой период 1970 г. совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедицией, позволила выявить значительное число видов, ранее не указывавшихся для флоры этой страны, и среди них несколько новых.

Основная часть находок была сделана флористическим отрядом экспедиции в ходе маршрутных исследований южной, юго-западной и восточной частей территории МНР. Как и ожидалось, особенно большое пополнение списка флоры МНР дал крайний восточный угол страны — Прихинганский район, лежащий на западных предгорьях Большого Хингана в верховьях р. Халхин-Гол. В этом районе имеется уже горнолуговая и лесная растительность маньчжурского типа, и все обнаруженные здесь новые для МНР виды принадлежат к числу элементов Маньчжурской флористической провинции. Прихинганье — флористически богатый и еще недостаточно обследованный район; отсюда и в будущем можно ожидать новых дополнений к списку флоры МНР.

Замечательную находку сделали Н. В. Трулевич и М. Ганболд, сотрудники хангайского лесостепного стационара экспедиции: на берегу р. Чулуту в магистральном хребте Хангая они собрали образцы *Kobresia robusta* Maxim. — тибетского вида, ближайшие местонахождения которого лежат в Цинхае за более чем тысячекилометровым пространством пустыни. Таким образом, прибавляется еще один вид к группе высокогорных видов и географически замещающих близкородственных пар с тибетско-хангайским дизъюнктивным ареалом, реликтов ледникового периода (*Lancea tibetica* Hook. f. et Thoms., *Rhododendron anthopogon* D. Don — *Rh. adamsii* Rehd., *Ptilagrostis concinna* (Hook. f.) Roshev. — *P. junatovii* Grub.).

В справочной коллекции растений энтомологического отряда были обнаружены еще два представителя джунгаро-туранской флоры, ранее неизвестные в МНР — *Ribes heterotrichum* C. A. Mey. и *Rosa platyacantha* Schrenk, собранные в ущелье хр. Ихэ-Хабтаг в Джунгарской Гоби И. М. Кержнером.

Среди новооткрытых видов особенно примечателен совершенно оригинальный трагакантовый остролодочник, образующий крупные, плотные и жесткие колючие подушки по песчаным днищам и бортам сухих русел (сайров) в пустынях южной окраины МНР; в систематическом отношении он отличается рядом несомненно архаических признаков и относится к примитивной группе видов этого рода.

Ниже приводится список видов, впервые обнаруженных на территории МНР, с указанием их местонахождений по ботаникогеографическим районам, принятым в «Конспекте флоры МНР».

Коллекцию высших растений во флористическом отряде собирали В. И. Грубов (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР), Н. Улзийхутаг (Монгольский государственный университет) и Г. Цэрэнбалжид (Институт биологии АН МНР). Далее имена коллекторов в списке указываются только в тех случаях, когда образец растения был собран другими участниками экспедиции.

1. *Woodsia subcordata* Turcz. — Вост. Монголия, Дариганга, Шилиин-Богдо-Ула, сев. склон, ок. 1650 м абс. выс., в трещинах скал, 11 VIII.
2. *Kobresia robusta* Maxim. — Хангай, центр., верх. р. Чулуту, на песчаной террасе по правому борту долины, ок. 2700 м абс. выс., 8 VIII. Собр. Н. Трулевич и М. Ганболд (определила Т. В. Егорова).

3. *Convallaria keiskei* Miq. — Прихинганье, верх. Нумургиин-Гола, Хан-Чиндамани-Ула, сев.-зап. склон, ок. 1300 м абс. выс., порослевый березняк с багульником, 18 VIII.

4. *Lilium buschianum* Lodd. (*L. pulchellum* Fisch.) — Прихинганье, левобережье Нумургиин-Гола ниже устья Баин-Гола, вост. склон сопки 980, высокотравный луг, 17 VIII.

5. *Iris uniflora* Pall. — Прихинганье, левобережье Нумургиин-Гола ниже устья Баин-Гола, сев.-вост. склон сопки 980, разнотравно-злаковая степь на защебненном гребне, 17 VIII.

6. *Lysiella oligantha* (Turcz.) Nevski — Хангай, центр., левобережье долины Цэцэрлэг-Гола ниже Хайрхан-Улы (у моста), лиственничный лес в широкой боковой пади, в моховом покрове, 10 VII.

7. *Polygonum valerii* A. Skvorts. sp. n.[1] Приханганье, левобережье Нумургиин-Гола ниже устья Баин-Гола, сев. склон сопки 980, разнотравно-злаковая степь по гребню, 17 VIII.

8. *Ranunculus smirnovii* Ovcz. — Прихинганье, верх. Нумургиин-Гола, долина правобережного ручья к зап. от Хан-Чиндамани-Улы, высокотравный луг по днищу, 18 VIII.

9. *Ribes heterotrichum* C. A. Mey. — Джунгарская Гоби, Ихэ-Хабтаг-Ула, сев. склон, ущелье Наран-Булака, под скалами, 24 VII. Собр. И. М. Кержнер.

10. *Aruncus asiaticus* Pojark. — Прихинганье, верх. Нумургиин-Гола, Хан-Чиндамани-Ула, сев.-зап. склон под вершиной ок. 1300 м абс. выс., порослевый березняк с багульником, 18 VIII.

11. *Chamaerhodos corymbosa* Murav. — Вост. Монголия, басс. Халхин-Гола, левобережье у сопки Дэрхин-Цаган-Обо, сев. склон сопки 913, разнотравно-злаковая мелкотравная степь, 16 VIII.

12. *Filipendula angustiloba* (Turcz.) Maxim. — Прихинганье, левобережье Нумургиин-Гола ниже устья Баин-Гола, сев.-вост. склон сопки 980, высокотравный луг по лощине, 17 VIII.

13. *Rosa platyacantha* Schrenk — Джунгарская Гоби, Ихэ-Хабтаг-Ула, сев. склон, ущелье Наран-Булака, по днищу ущелья, 24 VII. Собр. И. М. Кержнер.

14. *Thermopsis przewalskii* Czefr. (1954. Бот. матер. Ленинград, 16 : 210) — Вост. Монголия, Дариганга, Шилийн-Богдо-Ула, сев. склон, ок. 1600 м абс. выс., разнотравно-злаковая степь, 11 VIII. (Опред. Н. Упзийхутаг).

15. *Oxytropis grubovii* Ulziy. sp. n. (1971, Бот. журн., 8 : 1149) — Алашаньская Гоби, Бордзон-Гоби, скалы Улан-Цаб, песчаное днище сайра, 29 VII; Вост. Гоби, Галбын-Гоби, ур. Тэмэн-Чулу, на опесчаненных выходах сланцев по бортам сайра, 2 VIII.

16. *Angelica czernaevia* (Fisch. et Mey.) Kitag. — Прихинганье, верх Нумургиин-Гола, Хан-Чиндамани-Ула, сев.-зап. склон под вершиной, ок. 1350 м абс. выс., порослевый березняк с багульником, 18 VIII (опред. В. М. Виноградова).

17. *Primula serrata* Georgi *(P. gigantea* Jacq.) — Гоби-Алтай, хр. Дзун-Сайхан, ущ. Ялын-Ама в 1 км ниже верховья, под скалой, на задернованной осыпи, 22 VII.

18. *Limonium grubovii* Lincz., sp. n. hoc. loco ** — Вост. Монголия, Тамцагский выступ. оз. Лаг-Нур, южная часть впадины, солонцеватая змеевково-вострецовая степь, 13 VIII.

19. *Lappula stricta* (Ledeb.) Gürcke — Долина озер (Орок-Нур), у верхнего течения Байдарика, в 80 км к зап.-юго-зап. от Баин-Хонгора, полупустыня, на борту сайра, 10 VIII. Собр. И. М. Кержнер.

20. *Scutellaria viscidula* Bunge — Вост. Монголия, на 106 км от Югодзыра на Тамцаг, злаково-луковая степь, 13 VIII.

---

[1] Публикация вида намечена в «Ботаническом журнале».

** Этот вид опубликован в отдельной статье настоящего номера «Ботанического журнала».

21. *Asperula petraea* Krecz. — Гоби-Алтай, хр. Хурху, ущ. Алтын-Ама, в глубоких трещинах и под навесом скал, 27 VII.

22. *Senecio argunensis* Turcz. — Вост. Монголия, Тамцагский выступ, в 40 км к зап. от б. сомона Баин-Цаган по дороге на Абдрант, сырой луг, 20 VIII.

23. *Serratula coronata* L. — Прихинганье, пойма Нумургиин-Гола ниже устья Баин-Гола, левый берег, высокотравный луг, 18 VIII.

24. *Saussurea neoserrata* Nakai.— Прихинганье, верх. Нумургиин-Гола, Хан-Чиндамани-Ула, сев.-зап. склон под вершиной, ок. 1300 м, порослевый березняк с багульником, 18 VIII (опред. С. Ю. Липшиц).

25. *Saussurea recurvata* (Maxim.) Lipsch. — Прихинганье, левобережье Нумургиин-Гола ниже устья Баин-Гола, сев.-вост. склон сопки 980, высокотравный луг по лощине, 17 VIII (опред. С. Ю. Липшиц).

26. *Saussurea ussuriensis* Maxim. — Прихинганье, там же, 17 VIII (опред. С. Ю. Липшиц).

Автор выражает благодарность В. М. Виноградовой, Т. В. Егоровой и С. Ю. Липшицу, принявшим участие в идентификации растений.

Совместная Советско-Монгольская
комплексная биологическая экспедиция,
г. Ленинград—Улан-Батор.

(Получено 2 VI 1971).

УДК 582.757.2 (47+57) (7/8)

А. Д. Михеев

EUPHORBIA DENTATA MICHX. — АМЕРИКАНСКОЕ СОРНОЕ РАСТЕНИЕ В СОВЕТСКОМ СОЮЗЕ

A. D. MIKHEEV. THE AMERICAN WEED *EUPHORBIA DENTATA* MICHX. IN THE SOVIET UNION

На Северном Кавказе, в г. Пятигорске, на прилегающих пустырях и у дорог в 1968 г. мною впервые для СССР отмечено произрастание нового заносного сорняка — молочая *Euphorbia dentata* Michx. В последующие 1969—1970 гг. он обнаружен на улицах других городов в районе Минеральных Вод на Кавказе и в их окрестностях в радиусе до 40 км в посевах пропашных культур и виноградниках. Во всех установленных местах произрастания это растение обыкновенно образует плотные и нередко обширные скопления. По свидетельству местных жителей, оно известно здесь лет 10—15. Поэтому можно предполагать его гораздо более широкое распространение в Предкавказье.

Являясь однолетним с поздно созревающими плодами (сентябрь—октябрь), этот молочай вряд ли может оказаться обременительным сорняком полей. Однако подобно прочим представителям рода он ядовит и должен быть изучен как возможный карантинный объект.

Euphorbia dentata Michx. относится к секции *Poinsettia* (Boissier, 1862), чуждой флоре Старого Света. Это абориген Северной Америки и, по Глисону (Gleason, 1952), обитает на сухих почвах от Иллинойса и Висконсина до Вайоминга и Мексики. В качестве рудерального растения, произрастающего вдоль дорог и на пустырях, он обычен также от Огайо до Нью-Йорка и Виргинии.

Поскольку новая колония ведет начало от небольшого числа особей, то, как и следовало ожидать, вследствие обеднения генофонда обнаруживается ее сравнительное морфологическое однообразие. В частности, все просмотренные в окрестностях Пятигорска экземпляры обладают исключительно одножелезковым циацием и трехлучевым плейохазием. На родине же, по Буассье (1862), у этого вида железок может быть от 1 до 4, а судя по эксикатам из Америки, хранящимся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), непостоянно и число лучей соцветия.

Гербарные образцы, собранные близ Пятигорска, хранятся в Кавказском отделе Гербария БИНа в Ленинграде и в Гербарии кафедры ботаники Пятигорского фармацевтического института.

Автор благодарит Ан. А. Федорова за помощь в определении вида.

ЛИТЕРАТУРА

Boissier E. (1862). *Euphorbia* L. In: A. P. Decandolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, XV (2). — Gleason H. A. (1952). The new Britton and Brown illustrated flora of the northeastern United States and adjacent Canada, II.

Фармацевтический институт,
г. Пятигорск.

(Получено 1 III 1971).

УДК 582.572.225 : 582 : 001.4 : 576.312.3

И. В. Чешмеджиев

ЦИТОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ИЗ РОДОВ *ALLIUM* L. И *NECTAROSCORDUM* LINDL.

С 3 рисунками

I. V. CHESHMEDZHIEV. CYTOSYSTEMATIC STUDY OF SOME SPECIES FROM GENERA *ALLIUM* L. AND *NECTAROSCORDUM* LINDL.

В статье опубликованы данные о кариотипах 7 видов лука флоры Болгарии: *Allium scorodoprasum* L. var. *ananthum* Beck., *A. sphaerocephalum* L., *A. ampeloprasum* L., *A. melanantherum* Panč. var. *melanantherum*., *A. moschatum* L., *A. decipiens* Fisch. и *Nectaroscordum siculum* (Ucria) Lindl. var. *dioscoridis* Boiss. Кариотип *A. decipiens* Fisch. впервые приводится для флоры Болгарии.

Обнаружены В-хромосомы в диплоидном наборе *A. guttatum* Stev. в количестве 1—3 (2n=16+1—3B) и в диплоидном наборе *A. moschatum* L. — 2n=16+B и 2n=15+B.

Приводится новое хромосомное число для *A. rotundum* L. var. *preslianum* Regel — 2n=48.

В течение ряда лет мы занимаемся цитотаксономическими исследованиями видов лука, распространенных на территории Болгарии.

До последнего времени во флоре Болгарии были известны 27 видов *Allium* L. и только 1 вид *Nectaroscordum* Lindl. (Вълев и Асенов, 1964).

Недавно мы обнаружили 3 вида дикорастущих луков (Чешмеджиев. 1970), новых для флоры страны. Позднее обнаружен еще 1 вид, не указывавшийся для Болгарии. — *A. decipiens* Fisch.

Делипавлов в 1968 г. опубликовал новый для флоры Болгарии вид — *A. albidum* Fisch. Кроме того, нами был восстановлен в видовом ранге *A. rhodopaeum* Velen. Таким образом, число известных видов лука, произрастающих в Болгарии, увеличилось. Весьма вероятно, что в результате дальнейшего изучения ряда внутривидовых таксонов это число также изменится.

В результате кариологического изучения видов лука нами установлены гаплоидные и диплоидные числа хромосом для 29 таксонов и изучены кариотипы у 5 из них (Чешмеджиев, 1970, 1971). Настоящая работа является продолжением этого исследования. В ней представлены результаты изучения кариотипов 7 видов лука, а для двух сообщаются также новые данные о хромосомных числах.

Материал и методика

Луковицы исследованных видов были собраны в их естественных местообитаниях, растения выращивались на грядках и в горшках. Образцы, которые были определены как *A. decipiens* я получил от И. Ковачева, которому выражаю благодарность.

Гаплоидные хромосомные числа были установлены на постоянных препаратах метафазных пластинок первого деления микроспор, приготовленных по методу мазков (Levan, 1932; Вахтина, 1964а).

Морфология хромосом изучалась на постоянных препаратах меристемы кончиков корней, изготовленных по принятой нами методике (Чешмеджиев, 1970).

Результаты и обсуждение

***Allium scorodoprasum* L. var. *ananthum* Beck. (2n=16).**

Эта разновидность встречается в окрестностях г. Пловдива (местность «Острова») (Чешмеджиев, 1970), там и был собран материал для исследования.

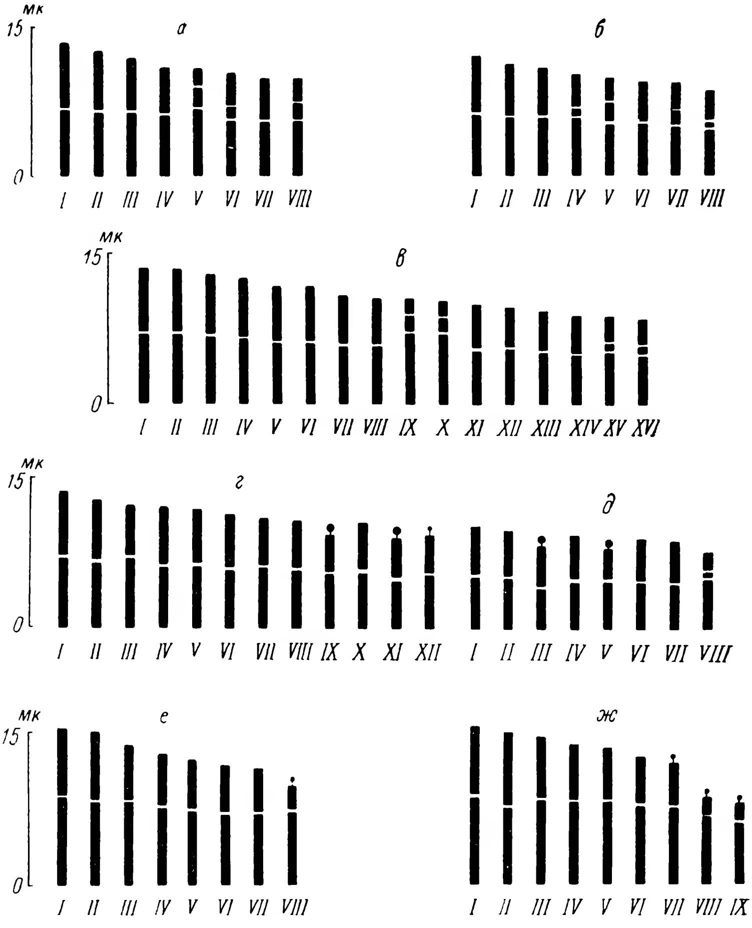

мк
15
0
а
I II III IV V VI VII VIII
б
I II III IV V VI VII VIII
мк
15
0
в
I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII XIII XIV XV XVI
мк
15
0
г
I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII
д
I II III IV V VI VII VIII
мк
15
0
е
I II III IV V VI VII VIII
ж
I II III IV V VI VII VIII IX

Рис. 1. Кариограммы соматических хромосом видов *Allium* и *Nectaroscordum*.

а — *A. scorodoprasum* L. var. *ananthum* Beck., *б* — *A. sphaerocephalum* L., *в* — *A. ampeloprasum* L., *г* — *A. melanantherum* Panĉ., *д* — *A. moschatum* L., *е* — *A. decipiens* Fisch., *ж* — *N. siculum* (Ucria) Lindl. var. *dioscoridis* Boiss.

В диплоидном наборе этой разности имеется 3 пары метацентрических, 2 пары субметацентрических и 3 пары спутничных акроцентрических хромосом (рис. 1, *а*, 2, *г*).

Данные о средних размерах хромосом *A. scorodoprasum* var. *ananthum* представлены на табл. 1.

Метацентрические хромосомы I и II являются самыми длинными в кариотипе и имеют наименьшую разницу в длине плеч, поэтому они легко отличаются от остальных. Разница между этими 2 парами хромосом незначительная, что затрудняет их индивидуализацию.

Метацентрическая хромосома III достаточно четко отличается от хромосом I и II меньшей длиной и значительно большей разницей в длине плеч.

ТАБЛИЦА 1

Размеры соматических хромосом (в мк)
Allium scorodoprasum L. var. *ananthum* Beck.

Хромосомы	Длина плеч и спутников	Общая длина	Отношение плеч
I	6.65+6.30 —	12.95	1.06
II	6.33+5.86 —	12.19	1.08
III	6.32+5.09 —	11.41	1.24
IV	5.92+4.52 —	10.44	1.31
V	6.54+1.90+1.65	10.09	3.44
VI	5.43+1.09+3.18	9.70	4.98
VII	5.25+4.05 —	9.30	1.30
VIII	5.23+1.59+2.32	9.14	3.29

Хромосомы IV и V почти одинаковы по общей длине. Однако хромосома IV является субметацентрической, а хромосома V — акроцентрической с крупным спутником.

Хромосомы VI и VII по общим размерам также близки, но они хорошо различаются, так как хромосома VI акроцентрическая с крупным спутником на коротком плече, а хромосома VII — субметацентрическая.

Акроцентрическая спутничная хромосома VIII — самая короткая в диплоидном наборе. Она легко отличается от остальных спутничных хромосом иным размером спутника.

У всех спутничных хромосом спутник находится на коротком плече. Длина короткого плеча у них неодинаковая; у хромосомы VI — 1.09 мк, у хромосомы VIII — 1.59 мк и у хромосомы V — 1.90 мк. Разница в размерах спутников тоже заметная, поэтому спутничные хромосомы довольно хорошо идентифицируются. Общая длина хромосом I—VIII в меристеме корня 85.2 мк.

Кариологически *A. scorodoprasum* исследован многими авторами (Katajama, 1928, 2n=16, n=8 — *A. scorodoprasum* var. *viviparum*; Weber, 1929, 2n = 16; Levan, 1931, 1935, 2n = 16, n = 8; Morinaga et Fukushima, 1931, 2n=16, n=8 — *A. scorodoprasum* var. *viviparum*; Takenaka, 1954, 2n = 16 — *A. scorodoprasum* var. *viviparum*; Ono, 1935, 2n = 16 — *A. scorodoprasum* var. *viviparum*; Gavaudan et Gavaudan, 1937, 2n=16; Tschermak-Woess, 1947, 2n=16, 24; Polya, 1950, 2n=16; Kurita, 1952, 2n=16 — *A. scorodoprasum* var. *viviparum*; Linder et Brun, 1956a, б, 2n=32; Dietrich, 1967, 2n=16, n=8; Hindakova a. Cincura, 1968, 2n=16; Чешмеджиев, 1970, 2n=16, n=8).

Некоторые из этих авторов исследовали и морфологию хромосом. Моринага и Фукушима (Morinaga a. Fukushima, 1931) обнаружили хромосомы только с медианной и субмедианной перетяжкой. Леван (Levan, 1935) обнаружил в микроспорах 6 хромосом с медианной перетяжкой и 2 спутничные хромосомы с субтерминальной перетяжкой. Такой же кариотип установила Чермак-Воес (Tschermak-Woess, 1947). Однако у найденного ею триплоида (2n=24) обнаружено 7 спутничных хромосом. Такенака (Takenaka, 1954) объединяет все хромосомы этого вида в 7 групп. На коротком плече одной хромосомы он заметил крупный спутник. Более подробно кариотип исследован Хиндаковой (Hindakova a. Cincura, 1968). Ею найдены 3 пары изобрахиальных и 5 пар гетеробрахиальных хромосом. Из последних 2 имели вторичную перетяжку на коротком плече. Сравнивая диплоидные наборы, описанные обоими авторами с обнаруженными нами, можно отметить, что типы хромосом в основном совпадают. Имеются лишь незначительные различия в длине плеч и общей длине. Это, вероятно, объясняется случайными различиями или же зависит от метода обработки материала. Различия могут объясняться также разной терминологией, принятой разными авторами.

Особенностью диплоидного набора, изученного нами, является наличие в кариотипе не двух, а трех пар спутничных хромосом. Такой кариотип является более дифференцированным и довольно редко встречается у 16-хромосомных видов лука.

Allium sphaerocephalum L. (2n = 16). Материал для исследования был собран в окрестностях городов Карлово и Старой Загоры.

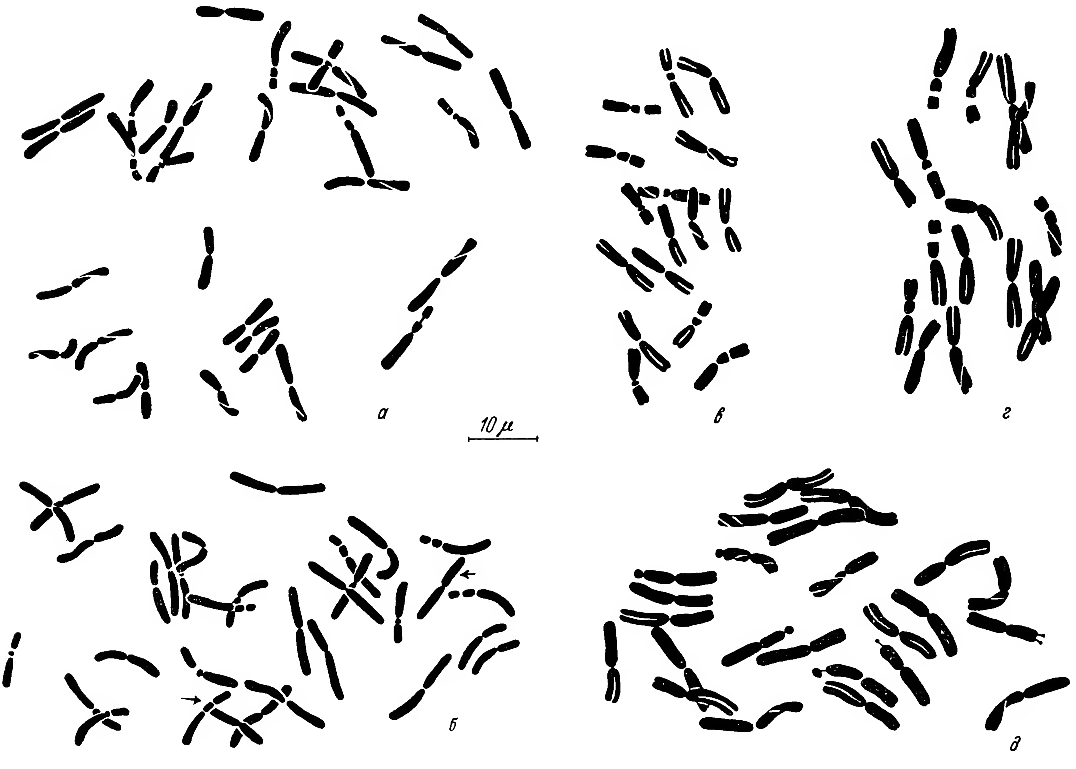


Рис. 2. Метафазные пластинки меристемы кончиков корней видов *Allium*.

а — *A. ampeloprasum* L. (2 n=32), *б* — *A. ampeloprasum* L. (с гетерозиготной парой хромосом), *в* — *A. sphaerocephalum* L. (2n=16), *г* — *A. scorodoprasum* L. (2n=16), *д* — *A. melananthemum* Panč. (2n=24).

В кариотипе *A. sphaerocephalum* имеются 4 пары метацентрических, 1 пара спутничных субметацентрических и 3 пары спутничных акроцентрических хромосом (рис. 1. *б*, 2, *в*).

На основе данных о средних размерах хромосом кариотип *A. sphaerocephalum* можно охарактеризовать следующим образом (табл. 2).

Метацентрические хромосомы I—III самые длинные в наборе и этим они отличаются от остальных. Среди них хромосома III выделяется по большому отношению плеч.

Хромосомы IV и V по общей длине мало различаются. Обе они несут на коротком плече крупный спутник, однако первая из них является акроцентрической, а вторая субметацентрической.

Метацентрическую хромосому VI можно легко спутать с метацентриком III из-за сходства по длине плеч.

Акроцентрические спутничные хромосомы VII и VIII довольно хорошо различаются по общей длине и длине плеч. Хромосома VIII самая короткая в наборе и характеризуется наибольшей разницей в длине плеч, поэтому она всегда заметна в наборе.

Спутничные хромосомы (IV, V, VII, VIII) различаются по общей длине, длине плеч и величине спутников.

ТАБЛИЦА 2

Размеры соматических хромосом (в мк)
Allium sphaerocephalum L.

Хромосомы	Длина плеч и спутников	Общая длина	Отношение плеч
I	6.05+5.59 —	11.64	1.08
II	5.68+5.20 —	10.88	1.09
III	5.66+4.62 —	10.28	1.22
IV	5.75+0.98+3.15	9.88	5.86
V	5.07+1.83+2.31	9.21	2.77
VI	5.06+3.96 —	9.02	1.28
VII	4.75+1.32+2.62	8.69	3.60
VIII	4.45+0.52+2.85	7.82	8.56

Общая длина соматических хромосом I—VIII равна 77.4 мк, а общая длина хромосом в микроспорах — 53.6 мк.

Кариотип *A. sphaerocephalum* L. изучался рядом авторов (Levan, 1929—1930, 1931, 1935, n = 8; Tschermak-Woess, 1947, 2n = 16; Fernandes, 1950, 2n = 16, n = 8; Diannelidis, 1951, 2n = 16; Gagnieu a. Linder, 1954, 2n = 16; Martinoli, 1955, 2n = 32 — *A. sphaerocephalum* L. var. *sardoum* Moris; Linder a. Brun, 1956, 2n = 16; Kurita, 1956, 2n = 18; Dietrich, 1967, 2n = 16, n = 8; Чешмеджиев, 1970, 2n = 16+0—2B; n = 8).

Морфологию хромосом диплоидной формы этого вида (2n = 16) исследовали Леван, Чермак-Воес и Фернандес. Все они обнаружили одни и те же хромосомы (6 хромосом с медианной перетяжкой и 2 с субтерминальной, с большими спутниками). В исследованном нами диплоидном наборе хромосомы мало различаются по положению центромеры от ранее описанных для этого вида, но по числу спутничных хромосом разница оказалась большой. Мы обнаружили не 2, а 4 пары спутничных хромосом. 2 из этих пар по размерам спутников очень сходны с теми, которые наблюдал Леван в исследованном им кариотипе. Это, вероятно, хромосомные пары V и VII.

Наличие еще 2 пар спутничных хромосом, видимо, характерно для кариотипа *A. sphaerocephalum*. Сходные результаты получил Курита (Kurita, 1956). Он сообщает о 4 парах хромосом с вторичными перетяжками в диплоидном наборе этого вида.

Этот кариотип по сравнению с кариотипами других 16-хромосомных видов лука является очень специализированным. Подобный кариотип редко встречается у других видов *Allium*. До сих пор самым дифференцированным кариотипом с 3 спутничными хромосомами в роде *Allium* можно было считать кариотип *A. brevidens* Vved. (Вахтина, 1964a) и *A. karataviense* Regel (Levan, 1932).

Исследовав *A. sphaerocephalum* L. var. *sardoum* Moris с 2n = 32, Мартиноли (Martinoli, 1955) обнаружил хромосомы с медианной, субмедианной и субтерминальной центромерами без вторичных перетяжек спутников. Здесь, очевидно, речь идет о таксоне в ранге вида (*A. sardoum* Moris), который нельзя подчинять *A. sphaerocephalum*.

Allium guttatum Stev. Нами уже опубликованы хромосомные числа этого вида — 2n = 16, n = 8 (Чешмеджиев, 1970). В диплоидном наборе одного экземпляра (№ 73), собранного в окрестностях села Марчево Благоевградского округа, удалось обнаружить 2n = 16+B. В диплоидном наборе образцов других луковиц (растения № 74, 75), собранных близ г. Айтоса (местность «Тримата братя»), отмечено число — 2n = 16+2—3B. Дополнительные хромосомы значительно меньше остальных хромосом в наборе.

Allium ampeloprasum L. (2n = 32). Луковицы для исследования собраны близ с. Приморско Бургаского округа и г. Варны (район Золотых песков). В диплоидном наборе 10 пар метацентрических, 2 пары субметацентрических и 4 пары спутничных акроцентрических хромосом (рис. 1, *в*, 2, *а*).

Кариотип *А. ampeloprasum* представлен на табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Размеры соматических хромосом (в мк)
Allium ampeloprasum L.

Хромосомы	Длина плеч и спутников	Общая длина	Отношение плеч
I	6.99+6.21 —	13.20	1.12
II	6.87+6.11 —	12.98	1.12
III	6.69+5.93 —	12.62	1.13
IV	6.51+5.72 —	12.23	1.13
V	6.34+5.45 —	11.79	1.16
VI	6.21+5.43 —	11.64	1.14
VII	6.02+4.70 —	10.72	1.28
VIII	5.64+4.46 —	10.10	1.27
IX	7.10+1.46 +1.46	10.02	4.86
X	6.89+1.42 +1.42	9.73	4.85
XI	5.31+4.24 —	9.55	1.25
XII	5.30+4.10 —	9.40	1.29
XIII	5.10+3.90 —	9.00	1.31
XIV	4.76+3.60 —	8.36	1.32
XV	5.09+0.68 +2.52	8.29	7.48
XVI	4.87+0.68 +2.44	7.99	7.16

Метацентрические хромосомы I—VI очень сходны по отношению длин плеч и по общей длине. Метацентрические хромосомы VII и VIII лишь немного короче их. Они отличаются от них, однако, более выраженной асимметричностью, приближаясь к субметацентрическим хромосомам.

Акроцентрические хромосомы IX и X довольно хорошо маркированы. Спутники у этих хромосом, находящиеся на коротких плечах, крупные и одинаковой величины. Соотношение длин плеч и общая длина у них также почти одинаковы. Спутник по размерам равен короткому плечу.

Метацентрические хромосомы XI и XII практически не различаются по длине плеч и общей длине. Их можно легко спутать с хромосомами XIII и XIV, так как разница в их общей длине и соотношении плеч мала. Отношение длин плеч у них больше (1.30), поэтому мы считаем их субметацентрическими.

Акроцентрические хромосомы XV и XVI являются самыми короткими в наборе. Отношением длин плеч они резко отличаются от остальных хромосом. Спутники, находящиеся на коротком плече, очень крупные, одинаковые по величине и значительно превышают по размерам спутники хромосом IX и X. В то же время короткое плечо у них более чем в 2 раза меньше, чем у хромосом IX и X. Поэтому указанные 4 пары хромосом хорошо различаются.

Общая длина хромосом I—XVI в меристеме кончиков корней равна 167.6 мк, а общая длина хромосом в микроспорах 115.4 мк.

Сравнивая соседние хромосомные пары (I—II, III—IV, V—VI и т. д.), нетрудно убедиться, что они сходны по величине и форме.

У 3 исследованных нами растений из с. Приморско (№ 76, 77, 78) обнаружен диплоидный набор, гетерозиготный в отношении метацентрической пары хромосом VIII (рис. 2, *б*). На коротком плече у одного из гомологов этой пары имеется крупный спутник, превышающий по длине это плечо. Остальные хромосомы в этом наборе сходны с хромосомами описанного кариотипа. *А. ampeloprasum* до сих пор известен как диплоид, тетраплоид и гексаплоид с основным числом x=8 (Maude, 1939, 1940; 2n=32; La Cour, 1945, 2n=32; Khoshoo и др., 1960, 2n=48; Renzoni-Cela, 1964, 2n=16; Ved Brat, 1965a, b, 2n=32). Ренцони-Цела дает изображение кариотипа *А. ampleoprasum* L. var. *holmense* Mill. Этот рисунок показывает одну пару спутничных хромосом и спутник у одного из гомологов последней пары хромосом. Исследовав морфологию хромосом гексаплоидной формы *A. ampeloprasum* (культурные формы из Индии), Кошоо сообщает о наличии в кариотипе хромосом с медианной или субмедианной перетяжкой. 12 хромосом имеют вторичные перетяжки. Все они различаются по морфологии, поэтому кариотип является гетерозиготным.

Кариограмма, описанная Кошоо, имеет много общего с нашими данными. Так, например, описанные нами спутничные хромосомы (IX; X и XV, XVI) соответствуют некоторым хромосомам с вторичными перетяжками на кариограмме, опубликованной Кошоо. Остальные хромосомы набора (без вторичных перетяжек) также похожи, но это заметно только на рисунке.

Учитывая данные изучения хромосомных наборов *A. ampeloprasum* из Индии, Италии и Болгарии, следует считать вероятным (как предполагает и Кошоо), что гетерозиготность этого вида может быть результатом его гибридизации с кариологически отличающимися формами.

Allium rotundum L. var. ***preslianum*** Regel. Эта разновидность была отмечена только в Старозагорском районе в южной Болгарии (Вълев, Асенов, 1964). Нами собран материал из Пловдива, Сливена, Айтоса (с. Тополица), что указывает на ее более широкое распространение. По материалам из первых двух местообитаний мы установили для этой разновидности $2n=40$, $n=20$ (Чешмеджиев, 1970), а в ее диплоидном наборе из с. Тополицы удалось обнаружить $2n=48$. Это впервые обнаруженный гексаплоид среди болгарских видов лука. Линдер и Брун (Linder et Brun, 1956) сообщают о таком же числе хромосом ($2n=16+32$) у *A. rotundum* L. Таким образом, *A. rotundum* L. s. l. образует целый полиплоидный ряд: $2n=16$, 32, 40, 48. Это дает основание ожидать интересных результатов при дальнейшем изучении популяции *A. rotundum*.

A. melanantherum Panč. var. ***melanantherum*** ($2n=24$, $n=9-15$, $2n=32$, $n=13-17$).

Установленные нами числа хромосом для этого вида показывают, что он является триплоидом и тетраплоидом с основным числом $n=8$. Луковицы для исследования собраны в центральных Родопах (турбаза «Равнища»). Кариотип этого вида публикуется впервые. На рис. 1, *г* представлена кариограмма триплоидной формы.

ТАБЛИЦА 4

Размеры соматических хромосом (в мк)
Allium melanantherum Panč.

Хромосомы	Длина плеч и спутников	Общая длина	Отношение плеч
I	6.97+6.27 —	13.24	1.11
II	6.46+5.97 —	12.43	1.08
III	6.93+4.98 —	11.91	1.39
IV	6.00+5.77 —	11.77	1.05
V	6.13+5.32 —	11.45	1.15
VI	5.73+5.29 —	11.02	1.08
VII	6.10+4.69 —	10.79	1.30
VIII	5.64+4.79 —	10.43	1.18
IX	5.51+3.53 +0.96	10.00	1.56
X	5.57+4.38 —	9.95	1.27
XI	4.77+3.91 +0.97	9.65	1.22
XII	5.28+3.74 $+S_1$	9.02	1.41

В диплоидном наборе нами обнаружены 8 пар метацентрических хромосом, одна из которых является спутничной, и 4 пары субметацентрических хромосом, 2 из них также спутничные (рис. 1, *г*, 2, *д*). Средние размеры хромосом и положение их центромер показаны на табл. 4.

Метацентрические хромосомы I и II самые длинные в наборе. Отношение их плеч почти одинаковое.

Субметацентрическая хромосома III по размерам почти не отличается от соседних метацентриков, но имеет четко выраженную асимметрию.

Метацентрические хромосомы IV—VI очень сходны по общей длине и отношению длин плеч.

Субметацентрическая хромосома VII отличается от соседних метацентриков только более высокой степенью асимметрии.

Метацентрическая хромосома VIII немного короче, чем предшествующие метацентрические. Хромосома IX почти такой же длины, однако она заметно асимметричная, субметацентрическая. Ее самое характерное отличие — спутник на коротком плече.

Метацентрическую хромосому X легко можно отличить от двух соседних спутничных хромосом, а от остальных метацентриков она отличается значительной разницей в длине плеч.

Метацентрическая спутничная хромосома XI сходна с хромосомой IX по общей длипе и размерам спутника; более заметно они различаются по длине плеч.

Самую маленькую в наборе хромосому XII невозможно спутать с какой-либо другой хромосомой в наборе, так как она является субметацентрической и имеет очень маленький спутник на коротком плече.

Общая длина хромосом I—XII в корневой меристеме 131.7 мк, а общая длина в микроспорах 81.5 мк.

В микроспорах этого вида встречаются микроядра, обычно 1—3, реже 7—10, иногда наблюдается фрагментация ядра. Число хромосом гаплоидного набора варьирует от 9 до 15. В одном только случае отмечено $n=4$; число фрагментов ядер также разное.

Нами обнаружены следующие варианты числа хромосом в гаплоидном наборе и фрагментов ядер в микроспорах.

$n=4$
$n=9+0-1-3$ fr.
$n=10+0-1-3$ fr.
$n=11+0-1-2$ fr.
$n=12+0-1-2$ fr.
$n=13+0-$fr.
$n=14+0-$fr.
$n=15+0-$fr.

Некоторые из этих вариантов представлены на рис. 3, *ж—п*. Это говорит о нарушениях мейоза, что характерно для несбалансированных форм. Поскольку хромосомы 8 пар в наборе сходны по морфологии, а у остальных хромосом совпадения нет, можно высказать предположение, что *A. melanantherum*, у которого $2n=24$, является аллотриплоидом. При изучении микроспор тетраплоидной формы с $2n=32$ мы отметили также вариации числа хромосом, фрагменты и микроядра (Чешмеджиев, 1970).

Allium moschatum L. ($2n=16$, $n=8$). Луковицы собраны в следующих местах: г. Айтос (местность «Тримата братя»), г. Стара Загора (местность «Аязмото») и Централна Стара планина (севернее г. Карлово).

Этот вид имеет 6 пар метацентрических хромосом, 1 пару субметацентрических спутничных хромосом и 1 пару субтелоцентрических спутничных хромосом. О таком же кариотипе с 2 парами спутничных хромосом сообщает и Биллери (Billeri, 1954), а Контандриопоулос (Contandriopoulos, 1957) отметила только 1 пару спутничных хромосом. Нами также обнаружены биотипы (г. Стара Загора), у которых имеются 3 пары спутничных хромосом в диплоидном наборе (рис. 1, *д*, 3, *а*). Средние размеры хромосом и положение центромеры у этого биотипа *A. moschatum* представлены на табл. 5.

Метацентрические хромосомы I и II имеют одинаковое отношение плеч и различаются лишь по общей длине.

Метацентрическая хромосома III выделяется среди других метацентриков тем, что имеет спутник на длинном плече. Среди болгарских луков впервые удалось обнаружить вид, имеющий хромосому со спутником на длинном плече.

Метацентрические хромосомы IV, VI и VII незначительно различаются по общей длине и длине плеч.

Субметацентрическая хромосома V по общей длине и размеру спутника похожа на хромосому III; однако она отличается тем, что ее спутник находится на коротком плече, а кроме того, отношение длин плеч у нее больше.

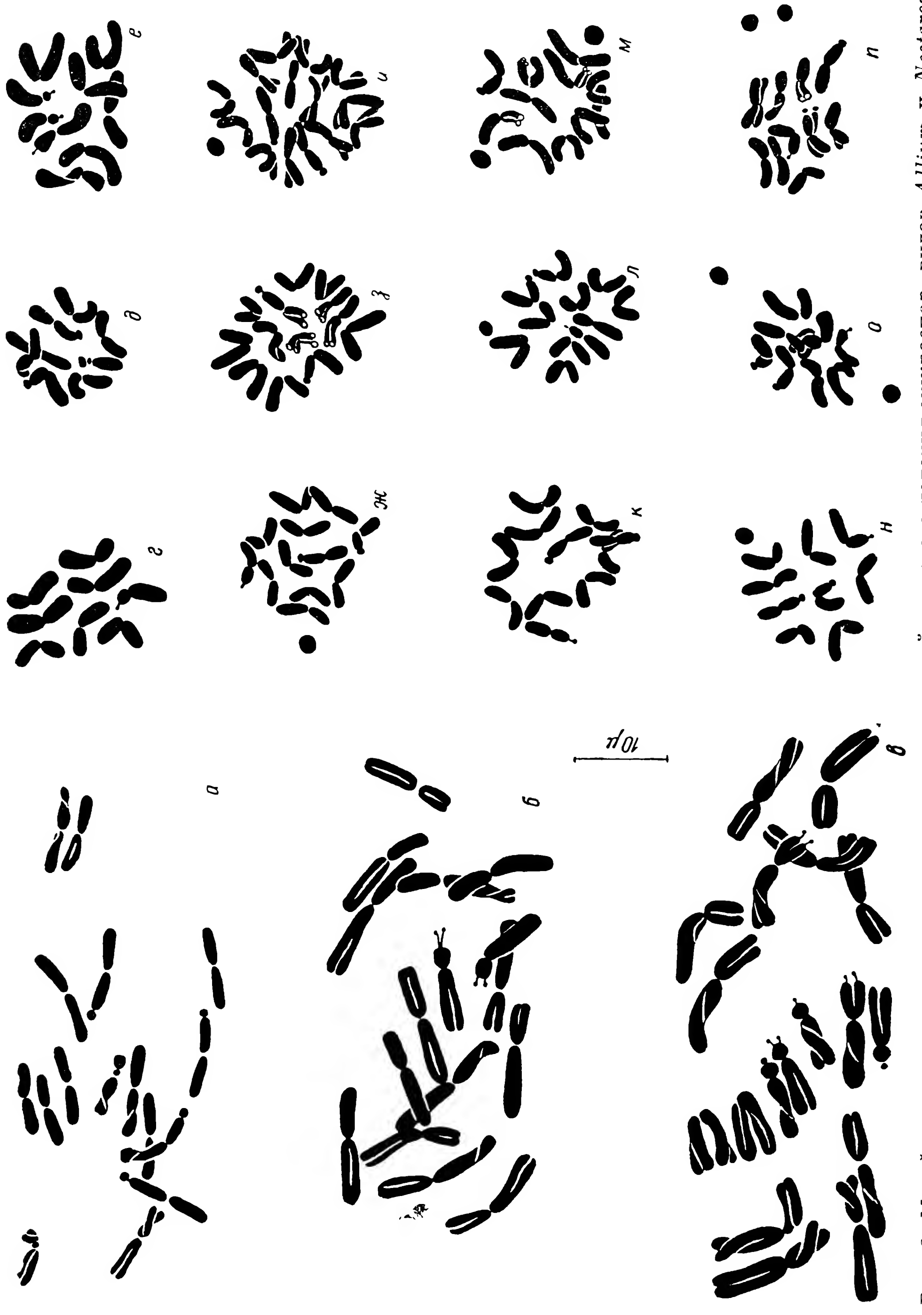


Рис. 3. Метафазные пластинки меристемы кончиков корней и первого деления микроспор видов *Allium* и *Nectaroscordum*.

а — *A. moschatum* L. (2n=16), *б* — *A. decipiens* Fisch. (2n=16), *в* — *N. siculum* (Ucria) Lindl. var. *dioscoridis* Boiss. (2n=18), *г* — *A. decipiens* Fisch. (n=8), *д* — *A. moschatum* L. (n=8), *е* — *N. siculum* (Ucria) Lindl. var. *dioscoridis* Boiss., *ж*—*п* — *A. melanantherum* Panč.: *ж* — n=12+fr., *з* — n=13, *и* — n=15+fr., *к* — n=11, *л* — n=11+2 fr., *м* — n=11+fr., *н* — n=9+2 fr., *о* — n=9+fr., *п* — n=10+2 fr.

Субтелоцентрическая хромосома VIII — самая короткая в наборе. На коротком плече имеется большой спутник.

Общая длина хромосом I—VIII в меристеме корня равна 70.1 мк, а длина хромосом (рис. 3, *д*) в микроспорах 49.2 мк.

В диплоидном наборе одного образца из района г. Айтоса (местность «Тримата братя») и образца из г. Стары Загоры (местность «Аязмото») 2n=16+B. Дополнительная хромосома маленькая — 4.20 мк. Она является акроцентрической с отношением плеч 7.75. По размеру и от-

ТАБЛИЦА 5

Размеры соматических хромосом (в мк)

Allium moschatum L.

Хромосомы	Длина плеч и спутников	Общая длина	Отношение плеч
I	5.10+4.72	9.82	1.08
II	4.94+4.51 —	9.45	1.09
III	3.91+4.34 +0.76	9.01	1.11
IV	4.67+4.24 —	8.91	1.10
V	4.72+3.26 +0.71	8.69	1.45
VI	4.45+4.02 —	8.47	1.10
VII	4.40+3.96 —	8.36	1.11
VIII	5.42+0.40 +1.60	7.42	13.55

ношению длин плеч она похожа на короткое плечо со спутником хромосомы V. Поэтому можно допустить, что она произошла в результате разрыва хромосомы V, потерявшей длинное плечо. В диплоидных наборах двух растений, собранных в Центральной Старой Планине (севернее г. Карлово), найден гипоанеуплоид с 1 дополнительной хромосомой — 2n=15+B. Очевидно, одна из хромосом набора была утрачена и ее место заняла хромосома B — самая маленькая в наборе. Ее общая длина 5.3 мк, а отношение плеч — 8.70, поэтому она является акроцентрической. По длине и отношению плеч она не отличается от хромосомы VIII, потерявшей спутник. Описанные примеры с B-хромосомами в кариотипе *A. moschatum* говорят о том, что здесь происходят хромосомные перестройки.

Кариотип этого вида исследован ранее (Polya, 1950, 2n=24; Billeri, 1954, 2n=16; Bakšay, 1957, 2n=16; Contandriopoulos, 1957, 2n=16).

По материалам из Италии Биллери подробно изучила кариотип *A. moschatum*. В диплоидном наборе она обнаружила 7 пар хромосом с медианной и субмедианной перетяжками, одна из которых оказалась спутничной, и 1 пару асимметричных хромосом с крупным спутником. Сравнение кариограммы, опубликованной Биллери, с диплоидным набором биотипа из Старой Загоры, обнаруженным нами, показало, что по длине хромосом и их плеч различия между ними несущественны. Но в изученном нами кариотипе имеются 2 спутничные хромосомы, причем спутник находится на длинном плече.

Allium decipiens Fisch. (2n=16, n=8, 9). Этот вид впервые приводится для флоры Болгарии. Растение собрано близ с. Мезек Свиленградского района. Ареал вида: европейская часть СССР, Кавказ, Зап. Сибирь, Средняя Азия, Малая Азия (Введенский, 1935). Находка этого вида в районе Свиленграда (юго-восточная Болгария) показывает, что ареал его шире, чем считалось ранее.

Исследуя микроспоры и меристему кончиков корней *A. decipiens*, мы установили хромосомные числа n=8 и 9 (иногда бывают и микроядра) и 2n=16 (рис. 3, *б*, *г*).

Диплоидный набор состоит из 7 пар субметацентрических и 1 пары спутничных акроцентрических хромосом (рис. 1, *е*). Средние размеры хромосом и соотношение длин их плеч представлены на табл. 6.

Субметацентрические хромосомы I и II отличаются от остальных тем, что являются самыми длинными в наборе. Субметацентрические хромосомы III—VII образуют постепенно убывающий ряд, в котором сокращение общей длины сопровождается постепенным уменьшением размеров длинных и коротких плеч.

Акроцентрическая хромосома VIII — самая короткая. Ее спутник — S_1 — очень маленький.

Общая длина соматических хромосом I—VIII равна 98.8 мк, а длина хромосом в микроспорах — 61.1 мк.

ТАБЛИЦА 6

Размеры соматических хромосом (в мк)
Allium decipiens Fisch.

Хромосомы	Длина плеч и спутников	Общая длина	Отношение плеч
I	8.52+6.46 —	14.98	1.32
II	8.09+6.02 —	14.11	1.34
III	8.20+5.21 —	13.41	1.57
IV	7.54+4.94 —	12.48	1.52
V	7.11+4.78 —	11.89	1.48
VI	7.00+4.45 —	11.45	1.57
VII	6.90+4.12 —	11.02	1.67
VIII	7.08+2.36+S_1	9.44	3.00

A. decipiens вместе с *A. nigrum* L. и *A. atropurpureum* Waldst. et Kit. входит в секцию *Melanocrommyum* Webb et Berth. Изученные нами кариотипы этих 3 видов обнаруживают большое сходство. Все они 16-хромосомные виды. Типы их хромосом одинаковые: 7 пар субметацентрических и 1 пара спутничных хромосом. Длина спутничной хромосомы варьирует в пределах 8.40 мк—9.04 мк, а соотношение длин плеч — в пределах 3—3.24. Спутник всегда маленький. Общие размеры и длина плеч всех субметацентрических хромосом варьирует в узких пределах, свидетельствуя об отсутствии каких-либо существенных различий в кариотипе. Отношение самой длинной хромосомы к самой короткой в кариотипе 3 видов постоянно (*A. decipiens* — 1.58, *A. atropurpureum* — 1.69, *A. nigrum* — 1.62).

По внешним морфологическим признакам эти 3 вида также очень близки. Кариологическое и морфологическое сходство этих видов свидетельствует об их тесном филогенетическом родстве и общем происхождении.

Полученные в последнее время данные выявили полиморфизм *A. decipiens*. Так, Омельчук в 1962 г. описал из Крыма новый вид, выделив его из *A. decipiens*. Исследуя кариотип *A. decipiens* из Средней Азии, Л. И. Вахтина (1964б) установила у него 2n=20 и n=10. В кариограмме, опубликованной Вахтиной, у хромосом I—VII отношение длин плеч варьирует в границах 1.25—1.56, а в кариограмме образцов из Болгарии — в пределах 1.32—1.68. Возможно, что эти незначительные различия являются случайными. Существенная разница между двумя кариограммами состоит прежде всего в наличии еще двух хромосом, обнаруженных Вахтиной. Разница в размерах хромосом обоих кариотипов объясняется тем, что она измеряла их в микроспорах, а мы — в клетках кончиков корней.

Менсинкай (Mensinkai, 1939), исследовав кариотип *A. decipiens*, нашел, что 2n=16. Он обнаружил хромосомы с медианной и субмедианной перетяжками и 1 пару спутничных хромосом. Судя по рисунку в работе Менсинкая, этот кариотип совпадает с обнаруженными нами. К сожалению, этот автор не дает подробного описания кариотипа, кроме того, он пользовался материалом из ботанических садов, так что его трудно сравнивать с нашим.

Учитывая разнообразие растений *A. decipiens* в пределах его ареала, а также обнаруженные различия в хромосомах и внешних признаках, можно предполагать, что этот вид образует ряд обособленных форм.

Nectaroscordum siculum (Ucria) Lindl. var. ***dioscoridis*** Boiss. (2n=18, n=9).

Материал собран в окрестностях сел Планиница, Кошарица и Драгочево-Бургаского округа. В кариотипе этого вида обнаружены 1 пара метацентрических хромосом, 6 пар субметацентрических (одна из них является спутничной) и 2 пары акроцентрических спутничных хромосом (рис. 1, *ж*, 3, *в*, *е*).

Средние размеры хромосом и соотношение длин их плеч в кариотипе *N. siculum* показаны на табл. 7.

ТАБЛИЦА 7

Размеры соматических хромосом (в мк)
Nectaroscordum siculum (Ucria) Lindl. var. *dioscoridis* Boiss.

Хромосомы	Длина плеч и спутников	Общая длина	Отношение плеч
I	8.70+6.70 —	15.40	1.30
II	7.49+7.11 —	14.60	1.05
III	8.30+6.03 —	14.33	1.37
IV	8.09+5.59 —	13.68	1.45
V	8.03+5.05 —	13.08	1.59
VI	7.71+4.72 —	12.43	1.63
VII	7.55+4.23 +S_1	11.78	1.78
VIII	6.35+1.68 +S_1	8.03	3.78
IX	5.92+1.68 +S_1	7.60	3.52

Субметацентрическая хромосома I хорошо заметна, так как она самая длинная в наборе. Хромосома II является метацентрической.

Субметацентрические хромосомы III—VI образуют ряд, в котором постепенно уменьшаются размеры длинных и коротких плеч. Субметацентрическую хромосому VII можно спутать с предыдущей парой (VI), однако наличие маленького спутника (S_1) на коротком плече помогает различать их.

Акроцентрические хромосомы VIII и IX почти одинаковы по длине и отношению плеч. Обе они имеют маленький спутник (как и хромосома VII) на коротком плече. Но часто спутник на хромосоме VIII бывает более крупным.

Общая длина хромосом I—IX равна 110.93 мк, а хромосом в микроспорах — 72 мк. В микроспорах иногда заметны 1 микроядро и фрагмент.

Для *Allium siculum* Ucria (*Nectaroscordum siculum*) Менсинкай (1940) указывает, что 2n=16 и n=8. Он пишет, что в наборе, вероятно, бывают 2 спутничные хромосомы. Описания кариотипа этот автор не дает. Кроме того, его данные получены на материале из ботанических садов, поэтому нам трудно делать сравнения.

Наличие в кариотипе *N. siculum* 3 пар спутничных хромосом, 2 из которых являются акроцентрическими, свидетельствует о его большой дифференциации. По сравнению с другими диплоидными видами лука хромосомы *N. dioscoridis* довольно крупные. В диплоидных наборах обычно содержится 1 пара акроцентрических хромосом или ее не бывает совсем. Наибольшее число акроцентрических хромосом имеется в наборе 20-хромосомных видов лука. Так, *A. kujukense* Vved. имеет 4 пары акроцентрических хромосом, 1 из которых является спутничной, а *A. decipiens* имеет 2 пары акроцентрических хромосом и 1 из них спутничная (Вахтина, 1964б). По работе Левана (1932, 1935) нам известны кариотипы четырех 18-хромосомных видов лука (*A. fragrans* L., *A. karataviense* Regel, *A. zebdanense* Boiss. et Noë и *A. triquetrum* L.). Все они отличаются наличием в кариотипе 2 хромосом с терминальными или субтерминальными перетяжками, а у *A. triquetrum* их 3.

У *A. karataviense* 3 спутничные хромосомы, как и у *N. siculum*. Самый высокодифференцированный кариотип среди 18-хромосомных видов лука имеет *A. triquetrum*. Исследуя гаплоидные наборы хромосом, Леван (1932) обнаружил у него 2 хромосомы с маленьким спутником и 12 с вторичными перетяжками. Леван установил, что у 18-хромосомных видов лука акроцентрические хромосомы почти в 2 раза короче самых длинных хромосом. Об этом говорят и наши данные для *N. siculum*.

Кариотип *N. siculum* имеет характерные отличия от других 18-хромосомных луков: 6 пар субметацентрических хромосом, 1 из которых является спутничной, и 2 спутничные акроцентрические хромосомы. Это дает нам основание согласиться с авторами, считающими, что виды луков секции *Nectaroscordum* следует выделять в самостоятельный род (Boissier, 1884; Zahariadi, 1966; Wendelbo, 1966).

Выводы

1. Диплоидный хромосомный набор *A. scorodoprasum* L. var. *ananthum* Beck. (2n=16) состоит из 3 пар метацентрических, 2 пар субметацетрических и 3 пар спутничных акроцентрических хромосом.

2. Диплоидный хромосомный набор *A. sphaerocephalum* L. состоит из 4 пар метацентрических, 1 пары спутничных субметацентрических и 3 пар спутничных акроцентрических хромосом.

3. В диплоидном наборе *A. guttatum* Stev. (2n=16) обнаружены В-хромосомы в числе 1—3 (2n=16+2—3B).

4. В хромосомном наборе *A. ampeloprasum* L. (2n=32) имеется 10 пар метацентрических, 2 пары субметацентрических и 4 пары спутничных акроцентрических хромосом. Обнаружен диплоидный набор, гетерозиготный по спутничной хромосоме. Высказывается предположение об автотетраплоидной природе этого набора.

5. У *A. rotundum* L. var. *preslianum* Regel (2n=40) обнаружено соматическое хромосомное число 2n=48. Очевидно, эта форма является гексаплоидом.

6. *A. melanantherum* Panč. var. *melanantherum* (2n=24). Соматический хромосомный набор состоит из 8 пар метацентрических хромосом (одна из которых спутничная) и 4 пар субметацентрических хромосом, 2 из них тоже со спутниками.

7. В диплоидном наборе *A. moschatum* L. (2n=16) имеется 6 пар метацентрических хромосом, 1 пара спутничных субметацентрических хромосом и 1 пара субтелоцентрических спутничных хромосом и наборы с 2n=16+B и 2n=15+B.

8. *A. decipiens* Fisch. впервые приводится для флоры Болгарии. Установлены хромосомные числа 2n=16, n=8, 9. Кариотип состоит из 7 пар субметацентрических и 1 пары спутничных акроцентрических хромосом.

9. Сравнение кариограмм *A. nigrum* L., *A. atropurpureum* Waldst. et Kit. и *A. decipiens* Fisch. показало, что они имеют один и тот же тип (7 пар субметацентрических и 1 пара спутничных акроцентрических хромосом). Названные виды близки как кариологически, так и по внешним морфологическим признакам. Таким образом, их правильно относят к одной секции — *Melanocrommyum*.

10. Кариологическая характеристика *Nectaroscordum siculum* (Ucria) Lindl. var. *dioscoridis* Boiss. дает основание согласиться с авторами, считающими, что *Nectaroscordum* Lindl. является самостоятельным родом, а не синонимом рода *Allium*. Его кариотип включает 1 пару метацентрических хромосом, 6 пар субметацентрических (в том числе 1 спутничную) и 2 пары спутничных акроцентрических хромосом.

ЛИТЕРАТУРА

Вахтина Л. И. (1964а). Числа хромосом некоторых видов лука, распространенных на территории СССР. Бот. журн., 49, 6 : 870—875. — Вахтина Л. И. (1964б). Кариотипы 20-хромосомных видов лука — *Allium kujukense* Vved. и *A. decipiens* Fisch. Цитология, 6, 5 : 577—582. — Вахтина Л. И. (1965). Сравнительно-кариологические исследования рода *Allium* L. Автореф. канд. диссерт. — Введенский А. И. (1935). Род *Allium* L. В кн.: Флора СССР, IV : 112—280. — Вълев Ст. и И. Асенов. (1964). Род *Allium* L. В кн.: Флора на НРБългария, II : 217—246. — Делипавлов Д. (1968). Материали и критични бележки по флората на България. Научни тр. на ВСИ. «В. Коларов», XVII : 165—168. — Омельчук Т. Я. (1962). Новые виды рода лука (*Allium* L.) во флоре Украины. Укр. бот. журн., 19, 1 : 19—29. — Чешмеджиев И. В. (1970). К цитосистематике некоторых видов *Allium* L. флоры Болгарии. Бот. журн., 55, 8 : 1100—1110. — Baksäy L. (1957). The chromosome numbers and cytotaxonomical relations of some European plant species. Ann. Hist. Nat. Mus. Natl. Hugar. Ser. nova, 8 : 169—174. — Billeri G. (1954). Osservazioni sul cariogramma di *Allium moschatum* L. (*Liliaceae*). Caryologia. 6 : 45—51. — Boissier E. (1884). Flora orientalis, V : 229—285. — Contandriopoulos I. (1957). Contribution á l'etude caryologique des endémiques de la Corse. Ann. Fac. Sci. Marseile, 26 : 51—65. — Darlington D. a. A. P. Wulie. (1955). Chromosome atlas of flowering plants. — Diannelidis T. (1951). Cytologische Studien an einigen *Allium*-Arten aus Nord-Griechenland. Portugalie Acta Biol., Ser. A, 3 : 151—170. — Dietrich J. (1967). Genere *Allium*. Caryotypes de 46 especes en culture (Jardin bot. Strasbourg), Ins. Ann. Caryosist. et Cytogen., 1 : 23—26a. — Fernandes A. (1950). Sobre a cariologia de algunas plantas da Serra do Geres. Lusitana, 12, 4 : 551—600. — Gagnieu A. a. R. Linder. (1954). Materiel d'expérimentation et démonstration. Jard. Bot. Strasbourg. Ind. Seminum : 19—22. — Garnieu A. a. coll. (1956). Materiel d'expérimentation et demonstration. Jard. Bot. Strasbourg. Ind. Seminum : 37—39. — Gavaudan P. et N. Gavaudan. (1937). Modifications numeriques et morphologiques des chromosomes. induites chèz les vegetaux par l'action de la colchicine. C. r. Soc. Biol. Fr., 126 : 985—988. — Hindakova M., F. Činčura. (1968). Angaben über die Zahl und Morphologie der Chromosomen einiger Pflanzenarten aus dem Territorium der Ostslowakei. Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comen., XIV : 181—227. — Katajama I. (1928). The chromosome number in *Phaseolus* and *Allium*, and an observation on the size of stomata in different species of *Triticum*. Nögaku Kwaiho (Journ. Sci. Agric. Soc. Japan.), ser. 3, 303 : 52—54. — Khoshoo T. N., C. K. Atala, V. B. Sharma. (1960). Cytotaxonomical and chemical investigations on the northwest Indian garlics. Res. Bull. Panjab. Univ., 11, 1—2 : 37—47. — Kurita M. (1952). On the caryotypes of some *Allium*-species from Japan. Mem. Ehime Univ., 11, 1 : 178—188. — Kurita M. (1956). Caryotypes of some species in *Allium*. Mem. I bid. II, 2 : 239—245. — Levan A. (1929—1930). Zahl and Anordnung der Chromosomen in der Meiosis von *Allium*. Hereditas, 13, 1 : 80—86. — Levan A. (1931). Cytological studies in *Allium*. A preliminary note. Hereditas, 15, 3 : 347—356. — Levan A. (1932). Cytological studies in *Allium*. II. Chromosome morphological contributions. Hereditas, 16, 2 : 257—294. — Levan A. (1935). Cytological studies in *Allium* VI. The chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. Hereditas, 20, 3 : 289—330. — Linder R. et I. Brun. (1956a). Graines recoltées en Alsace. Jard. Bot. Strasbourg. Index Seminum : 28—34. — Linder R. et I. Brun. (1956б). Bull. Ass. Phill. Als. Lorr., IX, 4 : 191—193. — Martinoli G. (1955). Caryologia di alcune del genera *Allium* (*Liliaceae*) della Sardegna. Caryologia 7, 1 : 145—156. — Maude P. F. (1939). The Merton catalogue. A list of the chromosome numerals of species of British flowering plants. New Phytol., 38, 1 : 1—31. — Maude P. F. (1940). Chromosome number in some British plants. New Phytol., 39, 1 : 17—32. — Mensinkai S. W. (1939). The Conception of the satellite and the nucleolus, and the behaviour of these bodies in cell division. Ann. Bot. N. S., 3, 12 : 763—794. — Mensinkai S. W. (1940). Cytogenetic studies in the genus *Allium*. Journ. Genet., 39, 1 : 1—45. — Morinaga T. a. E. Fukushima. (1931). Chromosome numbers of cultivated plants. 3. Bot. Mag. (Tokyo), 45 : 140—145. — Ono Y. (1935). Chromosome numbers in *Allium*. Jap. Journ. Genet., 11 : 238—240. — Polya L. (1950). Magyarországi növényfajok kromoszómaszámai. II. Ann. Biol. Univ. Debrecen, 1 : 46—56. — Renzoni-Cela G. (1964). Contributo alla cariologia della specie toscane del genere *Allium* (*Liliaceae*). Riassunto. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 71, 6 : 573—574. — Takenaka I. (1954). Ring Formation in the Meiosis of *Allium scorodoprasum* var. *viviparum*. Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. (Japan), 4 : 41—42. — Tschermak-Woess E. (1947). Über chromosomale Plastizität bei Wildformen von *Allium carinatum* und anderen *Allium*-Arten aus den Ostalpen. Chromosoma, 3, 1—2 : 66—87. — Ved Brat S. (1965a). Genetic systems in *Allium*. I. Chromosome variation. Chromosoma, 16, 4 : 486—499. — Ved Brat S. (1965б). Genetic systems in Allium. III. Meiosis and breeding systems. Heredity, 20, 3 : 323—339. — Weber E. (1929). Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Gattung *Allium*. Bot. Arch., 25 : 1—44. — Wendelbo P. (1966). New taxa and synonims in *Allium* and *Nectaroscordum* of SW. Asia. Acta Horti Gotoburgensis, 28, 2 : 15—55. — Zahariadi C. (1966). *Nectaroscordum* Lindl. In Flora Republici Socialiste Romania, XI : 268—269.

Сельскохозяйственный институт
г. Пловдив,
Болгария.

(Получено 22 V 1970).

УДК 582.26 : 631.4 : 581.526.42

Т. И. Алексахина

ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В РАЗНЫХ ТИПАХ ЛЕСА

С 1 рисунком

T. I. ALEXAKHINA. THE PECULARITIES OF SOIL ALGAE FLORA IN DIFFERENT TYPES OF FOREST

Приводятся результаты исследования альгофлоры четырех типов леса. Обнаружены особенности водорослевых синузий, характерные для каждого типа леса; и некоторые общие черты, присущие лесному биогеоценозу в целом. Проведено сравнение флоры водорослей лесной подстилки и почвы. Установлены особенности видового состава и состава доминирующих форм водорослей в зависимости от типа леса, от сезона года, а также от глубины в пределах почвенного профиля.

Выполнен парцеллярный анализ альгосинузий широколиственно-елового леса.

Составной частью лесных биогеоценозов являются микроорганизмы, в том числе водоросли. Последние могут рассматриваться как структурная часть фитоценоза или, как ее определяет Л. Н. Новичкова-Иванова (1967), альгосинузия; для нее характерны пространственная обособленность, определенный состав и определенные взаимоотношения видов друг с другом и со средой.

Развивая свою биогеоценотическую теорию, В. Н. Сукачев (1954) указывал, что при всяком подробном изучении фитоценозов необходимо учитывать и микроскопическое население растительных сообществ, определять состав микроорганизмов, изучать их взаимодействия между собой и с высшими растениями.

Водоросли, приспособленные к жизни на поверхности и в толще почвы, обнаруживают определенную зависимость как от почвенных условий, так и от растительного покрова. Приуроченность сообществ водорослей к определенным растительным ассоциациям отмечена многими авторами (Зауер, 1956; Штина, 1959а; Сдобникова, 1961; Мельникова, 1962; Новичкова-Иванова, 1963; Носкова, 1968а, б, и др.). Однако данных о водорослях, входящих в состав лесных биогеоценозов, еще мало (Гаврилов, 1950; Матвиенко, 1950; Rosa, 1961, 1962; Gruia, 1965; Новичкова-Иванова, 1969, и др.).

Мы поставили задачу изучить состав водорослей некоторых основных типов леса и, проведя парцеллярные исследования, проследить влияние отдельных эдификаторов на формирование водорослевого сообщества.

Исследования проводились на стационарах Лаборатории лесоведения АН СССР, где ведется комплексное изучение природных свойств лесных биогеоценозов. На каждом стационаре исследовалась альгофлора коренных типов леса, так как характерные черты зональных сообществ водорослей обнаруживаются в целинных почвах под естественной растительностью (Голлербах и Штина, 1969).

Образцы почвы отбирались с соблюдением всех требований микробиологических исследований. Пробы брались послойно, с поверхности до глубины 15 см, через каждые 5 см, так как именно этот слой является биологически наиболее активным. Кроме того, во всех основных типах леса были собраны пробы почвы по генетическим горизонтам.

Решение поставленных задач мы начали с выявления видового состава водорослей — первого этапа любого почвенно-альгологического исследования. Предварительно был изучен методический вопрос: достаточно ли ограничиться изучением среднего образца, составленного из пяти отдельных почвенных проб, чтобы получить исчерпывающую характеристику состава водорослей данного биогеоценоза. Был проведен альгологический анализ проб каждой повторности в отдельности и одновременно смешанного образца. Получены близкие результаты не только по доминирующим, но и по относительно малообильным видам, что позволило говорить о возможности использования для дальнейшего качественного анализа водорослей среднего образца почвы.

Определение видового состава проводилось методом водных и чашечных культур со стеклами обрастания. В качестве питательной среды применялась в основном среда Данилова на водной вытяжке из исследуемой почвы.

В результате проведенных анализов в почвах всех изученных лесных биогеоценозов за вегетационный период 1967 г. было выявлено 166 видов и форм водорослей, в том числе синезеленых 22, зеленых 88, желтозеленых 51, диатомовых 5 видов.

Характеристика альгофлоры разных типов леса

Ельник-черничник (Piceetum myrtillosum) — широко распространенный тип леса в южнотаежной подзоне. Пробы отбирались в Рыбинском лесхозе Ярославской области. В древостое — ель с примесью березы; возраст 100—120 лет. В покрове доминирует черника; зеленые мхи развиты слабо, в основном по микроповышениям; микропонижения (около $^1/_{10}$ всей площади) заняты сфагновыми мхами. Почва сильноподзолистая легкосуглинистая.

Из обнаруженных здесь 56 видов и форм водорослей наибольшим разнообразием и массовостью отличаются виды *Chlorophyta,* 53.7% которых приходится на долю рода *Chlamydomonas* (табл. 1). Обильны протококковые водоросли, особенно *Chlorella vulgaris, Chlorococcum dissectum, Muriella magna*; в меньшей степени развиваются *Dictyococcus irregularis, Actinochloris sphaerica.* Подстилка богата зелеными нитчатками: *Stichococcus minor, Hormidium nitens.* Виды *Xanthophyta* большого участия в создании водорослевого сообщества не принимают; синезеленые водоросли (виды *Nostoc* и *Phormidium*) встречаются в небольших количествах; диатомовые представлены одним видом.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав водорослей в разных типах леса

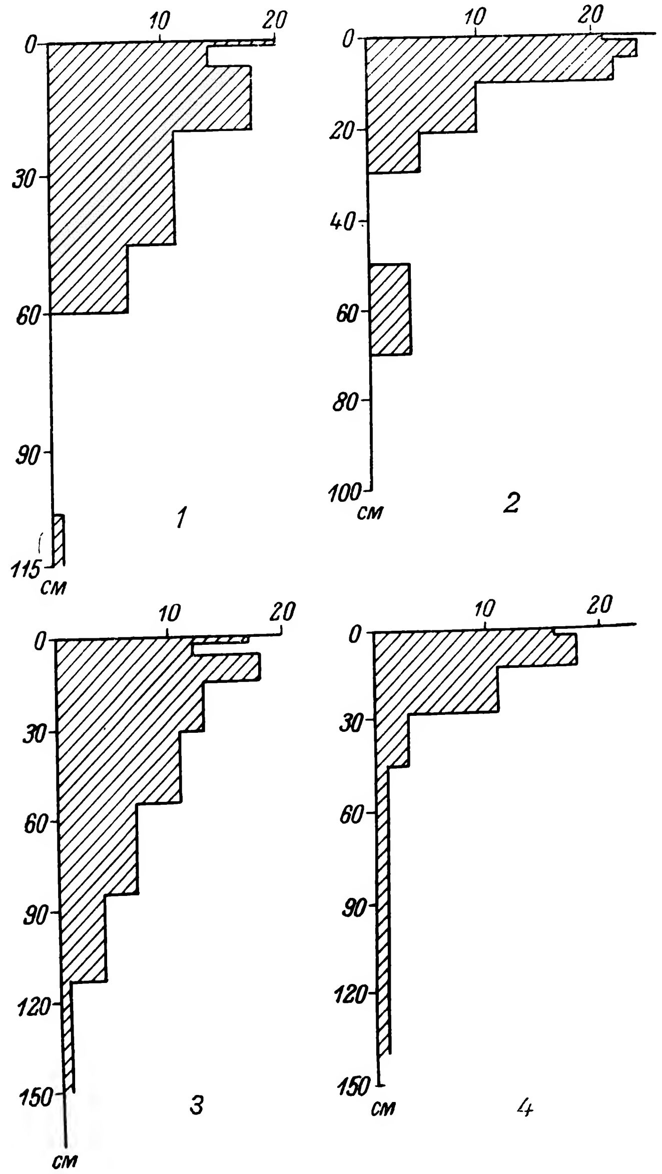
Тип леса	Сине-зеленые		Зеленые[1]		Желто-зеленые		Диатомовые		Всего	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Ельник-черничник	3	5.4	$\frac{22}{41}$	$\frac{53.7}{73.2}$	11	19.6	1	1.8	56	100
Дубо-ельник волосистоосоковый	8	9.2	$\frac{27}{52}$	$\frac{51.9}{59.7}$	26	29.9	1	1.1	87	100
Сосняк с елью чернично-зеленомошный	5	9.4	$\frac{20}{35}$	$\frac{57.1}{66.0}$	12	22.7	1	1.9	53	100
Снытево-осоковая ясеневая дубрава	12	20.0	$\frac{8}{29}$	$\frac{27.6}{48.3}$	16	26.7	3	5.0	60	100

Уменьшение видового разнообразия с глубиной по профилю (см. рисунок, *1*) сопровождается и некоторым перераспределением доминирующих форм. Так, в горизонте A_0^1 преобладают *Coccomyxa solorinae* и *Chlorella vulgaris,* в горизонте A_2 обильны хламидомонады, а в горизонте B_1 — виды *Characiopsis.*

---

[1] В числителе — количество видов *Chlamydomonas*, в знаменателе — общее число видов зеленых водорослей в данном типе леса.

Послойный анализ показал увеличение числа видов на глубине 10—15 см. Так как это явление носит довольно постоянный характер, оно объясняется, очевидно, не только вмыванием клеток благодаря осадкам (Куликова, 1965), но и свойствами и строением самой почвы. Вероятно, слой 2—5 см, представляющий собой нижнюю полуразложившуюся часть подстилки, в силу своей уплотненности, более высокой кислотности и плохой смачиваемости, а также вследствие колебаний влажности и температуры менее благоприятен для развития водорослей, чем нижележащие слои.



Количество видов водорослей в профиле почвы.

1 — почва под ельником-черничником (24 IX 1968), *2* — почва под дубо-ельником волосистоосковым (10 X 1968), *3* — почва под сосняком чернично-зеленомошным (13 X 1968), *4* — почва под снытево-осоковой ясеневой дубравой (30 IX 1968); *по оси ординат* —глубина (в см); *по оси абсцисс* — число видов.

Количество видов в почве осенью остается примерно таким же, как и летом, тогда как в подстилке в осенних образцах оно возрастает почти в 2 раза.

Альгофлора почвы исследованного ельника-черничника имеет черты сходства с альгофлорой как северных, так и южных подзолов, охарактеризованых в работе Э. А. Штиной и М. Б. Ройзина (1966). Преобладание одноклеточных зеленых, полное отсутствие видов *Tribonematales*, слабое развитие диатомей сближает водорослевое сообщество подзолистых почв Ярославской области с альгоценозом целинных подзолов Хибин, а значительное развитие зеленых нитчаток и наличие синезеленых из *Oscillatoriales* — с альгофлорой подзолистых лесных почв Кировской области.

Дубо-ельник волосистоосоковый (Querceto-Piceetum pilosae caricosum) является одним из наиболее типичных вариантов волосистоосоковых ельников, довольно широко представленных в зоне широколиственно-еловых лесов. Изучение этого типа леса проводилось в Малинском лесничестве Красно-Пахорского лесхоза Московской области. Древостой составлен елью с примесью березы, дуба и осины; сомкнутость крон 0.7; возраст 70—80 лет. Подлесок как ярус почти не выражен; сомкнутость крон 0.2; представлен в основном лещиной и жимолостью. Травяной покров хорошо развит; проективное покрытие 60%; господствуют осока волосистая, кислица, медуница. Моховой покров в виде отдельных пятен. Почва среднедерновая — среднеподзолистая на покровных суглинках.

Альгологический анализ позволил выявить в этом типе леса 87 видов и форм водорослей (табл. 1); основную массу составляют одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли. Из зеленых наряду с хламидомонадами и видами-убиквистами из *Chlorococcales* значительная роль принадлежит *Macrochloris dissecta, Gongrosira terricola, Stichococcus minor. Chlorosarcinopsis minor.* Богат видовой спектр желтозеленых; встречаются *Monodus, Monallantus, Polyedriella,* обильны *Botrydiopsis arhiza* и разнообразные *Characiopsis.* Елово-широколиственный лес стоит на втором месте среди исследованных биогеоценозов по количеству выявленных видов *Cyanophyta,* относящихся к порядкам *Oscillatoriales* и *Nostocales.* Особенно сильно разрастается *Nostoc muscorum.*

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав водорослей в разное время года

Тип леса	Число видов														
	синезеленых	зеленых	желтозеленых	диатомовых	всего	синезеленых	зеленых	желтозеленых	диатомовых	всего	синезеленых	зеленых	желтозеленых	диатомовых	всего
	июнь					август					октябрь				
Ельник-черничник	—	—	—	—	—	2	31	7	0	40	2	30	9	1	42
Дубо-ельник волосистоосоковый . .	5	26	17	0	48	8	30	11	0	49	5	33	19	1	58
Сосняк с елью чернично-зеленомошный	2	22	5	0	29	3	23	6	0	32	4	23	12	1	40
Снытево-осоковая ясеневая дубрава . .	—	—	—	—	—	9	19	9	1	38	12	21	12	3	48

Наибольшее видовое разнообразие приурочено к осеннему периоду (табл. 2). В зависимости от сезона года меняется и роль отдельных групп водорослей, что, очевидно, связано с различным их отношением к влажности почвы: от протококковых, наиболее устойчивых к недостаткам влаги (Голлербах и Штина, 1969) и активно вегетирующих в почве в начале лета, ведущая роль переходит к менее устойчивым видам *Chlamydomonas,* которые становятся преобладающими осенью.

Самая богатая видовая насыщенность во все три срока исследования зарегистрирована в слое 1—5 см.

По профилю отмечено резкое снижение числа видов (см. рисунок, *2*), которое в горизонте A_2 сократилось приблизительно в 2 раза по сравнению с горизонтом A_1/A_2. В верхних горизонтах обильнее всего развиваются виды *Chlamydomonas* и *Chlorococcum*, тогда как в глубоких встречается в основном *Botrydiopsis arhiza* и *Chlorella vulgaris*. На глубине 30—50 см (горизонт B_1) и на глубине 70—95 см (горизонт С/Д) водоросли зафиксированы не были.

Сосняк с елью чернично-зеленомошный (Piceeto-Pinetum myrtilloso-hylocomiosum) — характерный тип для территории Мещерской низменности. Образцы для альгологического анализа были собраны в Анциферовском лесничестве Московской области, где встречаются крупные массивы этого леса. Состав древостоя 10С+Е, во втором ярусе — значительное участие ели; возраст 90 лет. Подлесок практически отсутствует. Покрытие травяно-кустарничкового яруса около 20%, наиболее обильна черника; до 60—70% поверхности почвы занимают мхи. Почва слабоподзолистая пылевато-песчаная.

Всего здесь обнаружено 53 вида и формы водорослей (табл. 1); самыми многочисленными являются виды *Chlorophyta*. Наиболее обильны из протококковых — *Chlorococcum humicola*, из вольвоксовых — виды *Chlamydomonas*, из улотриксовых — *Hormidium nitens*, который обнаруживает особенно значительный рост в подстилке в осенний период. В состав доминирующих форм подстилки обязательно входят виды *Coccomyxa*. Желтозеленые водоросли представлены в основном *Botrydiopsis arhiza* и видами *Characiopsis*, синезеленые — несколькими видами *Phormidium*, обнаруживающими слабое развитие. Встречаются единичные экземпляры диатомеи *Pinnularia borealis*.

Анализ показал начинающееся примерно с горизонта A_1/A_2 довольно равномерное уменьшение числа видов с глубиной (см. рисунок, 3), что, очевидно, обусловлено однородностью механического состава почвы. Водоросли обнаруживаются по всему профилю вплоть до 150 см; при этом вместо доминантов верхних горизонтов — видов *Chlorophyta* — в нижних обнаруживаются преимущественно одноклеточные желтозеленые: *Characiopsis saccata*, *Ch. minuta*, *Botrydiopsis arhiza*.

Осенью обнаружено большее число видов за счет увеличения разнообразия желтозеленых водорослей (табл. 2). В разные сроки наблюдается неодинаковое распределение видовой насыщенности по слоям: если в июне с глубиной происходит уменьшение числа видов, то осенью наблюдается некоторое накопление водорослей в слое 10—15 см.

Снытево-осоковая ясеневая дубрава (Fraxineto-Quercetum aegopodioso-caricosum), являющаяся наиболее распространенным типом леса в Борисоглебском лесном массиве, занимает 36% территории в нагорной части Теллермановского лесничества Воронежской области. Для древостоя характерна многоярусная сложносоставная структура. В первом ярусе господствует дуб при участии ясеня; сомкнутость крон 0.6; возраст 220 лет. Хорошо развит ярус подлеска; сомкнутость крон 0.6; преобладают лещина, клен полевой, бересклет бородавчатый. Видовой состав травяного покрова беден; наиболее распространены *Aegopodium podagraria* и *Carex pilosa*. Почва темносерая лесная на карбонатных лёссовидных суглинках.

Общее число найденных здесь видов водорослей — 60 (табл. 1). Преобладают виды *Chlorophyta* и *Xanthophyta*. Самыми массовыми из зеленых водорослей являются виды *Chlorella* и *Chlorococcum*, а также *Coccomyxa dispar*; часто в число доминантов входят *Pleurococcus vulgaris* и *Chlorosarcina stigmatica*. Довольно обильны зеленые нитчатки из *Ulotrichales*: *Ulothrix variabilis*, *Hormidium nitens*, *Stichococcus minor*. Характерна обедненность хламидомонадами: встреченные здесь 9 видов *Chlamydomonas* показали значительное развитие лишь в осенних пробах в слое 5—15 см. Среди разнообразных желтозеленых водорослей, кроме мелких одноклеточных форм, встречены нитчатые (*Heterothrix*, *Tribonema*), однако превалирует *Botrydiopsis arhiza*. Виды *Cyanophyta* играют значительную роль: они не только составляют 20% от общего числа видов, но часто входят в доминирующий комплекс. Наиболее распространенные — азотфиксирующие синезеленые из порядка *Nostocales*: *Nostoc muscorum, N. punctiforme, N. commune*. Богаче, чем в других типах леса, представлены диатомеи, причем в основном увеличивается их количественное обилие.

Возрастание роли синезеленых и диатомовых водорослей в снытево-осоковой дубраве в большой степени обусловлено менее кислой реакцией темносерых лесных почв, так как эти виды предпочитают нейтральные и щелочные почвы (Schelhorn, 1936; Lund, 1945, 1962).

Закономерное падение числа видов начинается с горизонта A_1' (см. рисунок, *4*). В подгоризонте A_1' (2.5—13 см) обнаружено 18 видов водорослей, в подгоризонте A_1'' (13—28 см) — 11, а в подгоризонте A_1''' (28—45 см) — всего 3 вида. Еще глубже встречается только 1 вид — *Botrydiopsis arhiza*.

Осенью зарегистрировано большее разнообразие водорослей, чем летом (табл. 2), что, вероятно, связано с благоприятным сочетанием факторов: достаточной влажностью, еще высокими температурами почвы, а может быть, и осветлением, которое происходит из-за опадения листвы и увеличения разреженности травяного покрова.

Таким образом, несмотря на существенные различия в условиях произрастания изучаемых типов леса, выявляются некоторые общие черты водорослевых сообществ всех этих лесов, что, очевидно, объясняется влиянием такого мощного средообразующего фактора, как древесная растительность (Голлербах и Штина, 1969).

Ведущая роль в формировании альгоценозов всех типов леса принадлежит одноклеточным зеленым и желтозеленым водорослям; невелико содержание синезеленых и совсем небольшим числом видов представлены диатомеи.

Большинство обнаруженных видов встречены и в подстилке, и в верхних слоях почвы. Однако в силу специфических физико-химических условий в подстилке она оказывает селективное влияние на развитие водорослей, что обусловливает некоторое своеобразие их состава. Немаловажное значение имеют световой режим и неблагоприятные гидротермические условия, прежде всего частые и резкие колебания влажности и температуры.

Подстилка — основное место распространения синезеленых водорослей и диатомей, которые в почве встречаются лишь спорадически и в самых верхних слоях. Такая приуроченность их еще раз подтверждает, что они относятся к поверхностным формам (Lund, 1945). Постоянным компонентом водорослевого сообщества подстилки во всех изученных биогеоценозах является *Coccomyxa*.

С другой стороны, в подстилке значительно меньше разнообразие хламидомонад и желтозеленых водорослей. Выпадением видов *Xanthophyta*, которые Лунд (Lund, 1962) отнес к «теневым» формам, и влаголюбивых видов порядка *Chlamydomonadales* можно частично объяснить видовую обедненность подстилки по сравнению с почвой.

Развитию некоторых видов водорослей могут препятствовать также грибы, в изобилии населяющие лесную подстилку. Существование антагонизма между некоторыми группами этих микроорганизмов отмечают в своих работах М. А. Литвинов (1956), Г. Н. Портнова-Перминова (1956), Паркер и Болд (Parker a. Bold, 1961). Интенсивное развитие грибов в колбах со средой, инокулированной подстилкой, обнаруживалось и в наших опытах с культурами, что может явиться косвенным доказательством высказанного предположения.

Изучение распределения водорослей по профилю почвы показало, что везде наблюдается уменьшение их видовой насыщенности с глубиной. Однако характер этих изменений под разными лесами неодинаков и определяется свойствами и строением почвы: в частности, чем легче почва по механическому составу, тем более равномерно происходит снижение числа видов. Во всей почвенной толще обнаружен почти одинаковый состав водорослей, причем наиболее глубоко проникающими формами являются одноклеточные зеленые и желтозеленые, особенно *Chlorella vulgaris* и *Botrydiopsis arhiza*.

В некоторых случаях наблюдается накопление водорослей в слое 10—15 см, что чаще приурочено к осеннему периоду.

Преобладающие формы водорослей меняются в зависимости от типа леса, от сезона, а также от глубины.

Обнаружены довольно яркие различия между хвойными и лиственными лесами, что объясняется, очевидно, прежде всего эколого-биологическими особенностями древесных пород.

Во всех изученных хвойных лесах весьма разнообразны и обязательно входят в состав доминирующего комплекса виды *Chlamydomonas*, тогда как в снытево-осоковой дубраве они почти никогда не развиваются в массе.

Для хвойных лесов характерно слабое развитие синезеленых водорослей. Юргенсен и Давей (Jurgensen a. Davey, 1968) в качестве лимитирующих факторов их распространения (в частности, азотфиксирующих *Cyanophyta*) указывают кислотность почвы, низкую интенсивность света и не вполне благоприятные условия почвенной влажности и температуры.

В древостоях с участием лиственных пород повышается роль желтозеленых и синезеленых водорослей. На значительное развитие видов *Cyanophyta* в почвах под лиственными лесами указывают К. А. Гаврилов (1950), А. М. Матвиенко (1950), Е. Я. Андросова (1964), Роза (Rosa, 1962), Т. С. Носкова (1968а). Роза связывает присутствие синезеленых водорослей в лесных почвах с наличием листового опада. Результаты наших парцеллярных анализов (о которых речь пойдет ниже), показавшие более интенсивное развитие синезеленых в осиново-снытевой парцелле по сравнению с хвойной, согласуются с этим предположением. Важную роль опада в формировании водорослевых группировок лесных почв показали Э. А. Штина и М. Б. Ройзин (1966).

Таким образом, анализ видового состава водорослей в разных типах леса позволяет говорить об определенном влиянии высших растений на формирование водорослевого сообщества. Однако воздействие растительности находится в тесной связи с влиянием почвенных условий; поэтому закономерно, что альгосинузии, выявленные нами в коренных типах леса, отражают также и черты альгофлоры соответствующих зональных типов почв (Штина, 1959б).

Предварительный учет количественного состава водорослей, проведенный по методу Штиной (1960), подтвердил результаты качественного исследования: во всех изученных биогеоценозах основными группами являются зеленые и желтозеленые водоросли. Общее количество клеток невелико и в среднем составляет 30 —40 тыс. в 1 г почвы.

Парцеллярные исследования

Биогеоценоз имеет более или менее выраженную мозаичную структуру, для которой характерно чередование горизонтальных синузий или, как предложил называть их Н. В. Дылис (Дылис и др., 1964), —«парцелл».

Среди изученных лесов дифференциация парцелл наиболее ярко выражена в смешанных широколиственно-еловых насаждениях, что связано прежде всего со сложным составом их растительного покрова. Исходя из этого, отбор проб был произведен в дубо-ельнике волосистоосоковом в парцеллах следующих типов: елово-волосистоосоковой (основной), осиново-снытевой и крупнопапоротниковой (дополняющих).

По мере удаления от ствола дерева изменяются величина опада и запаса подстилки, количество проникающих сквозь крону осадков, а также свойства почвы (Карпачевский и др., 1968). Поэтому прикопки всегда делались приблизительно на одинаковом расстоянии от ствола дереваэдификатора. Образцы собирались и изучались в пятикратной повторности, что было обусловлено характером поставленной задачи.

Исследования, проведенные специалистами разного профиля, показали большие различия между лесными парцеллами в гидротермическом и световом режимах, в физико-химических свойствах подстилки и почвы, в заселенности разнообразными организмами и в других признаках (Дылис, 1969). Все это множество условий не могло не повлиять и на характер водорослевых сообществ разных парцелл.

Из табл. 3 видно, что изученные парцеллы заметно различаются по видовой насыщенности альгосинузий.

ТАБЛИЦА 3

Видовой состав водорослей в некоторых парцеллах ельника волосистоосокового

Типы водорослей	Елово-волосистоосоковая парцелла		Осиново-снытевая парцелла		Крупнопапоротниковая парцелла	
	число видов					
	всего	специфических	всего	специфических	всего	специфических
Cyanophyta	5	1	8	2	9	4
Chlorophyta	41	14	30	8	23	4
Xanthophyta	22	2	38	12	23	2
Bacillariophyta	1	0	2	0	3	1
Всего	69	17	78	22	58	11

Наиболее богатая водорослевая группировка отмечена в осиново-снытевой парцелле. Она характеризуется преобладанием желтозеленых одноклеточных водорослей, на долю которых приходится 48.7% от общего числа обнаруженных здесь видов. Наряду с обилием различных *Characiopsis* в этой парцелле разнообразно представлены роды *Pleurochloris* и *Monodus*.

Для водорослевого сообщества в елово-волосистоосоковой парцелле характерна ведущая роль зеленых водорослей, из которых большую часть составляют виды *Chlamydomonas*.

В осиново-снытевой и крупнопапоротниковой парцеллах повышается значение синезеленых водорослей, среди которых особенно массовыми являются виды *Nostoc* — *N. punctiforme* и *N. muscorum*.

В крупнопапоротниковой парцелле зафиксировано, кроме того, более активное развитие диатомей, хотя видовой состав их и здесь беден.

Обилие синезеленых и диатомовых водорослей, очевидно, связано с лучшими условиями освещения и увлажнения, складывающимися в осиново-снытевой и крупнопапоротниковой парцеллах. Так, освещенность в еловых парцеллах оказалась приблизительно в 3 раза меньше, чем в лиственных и в окнах (Дылис, 1969). Поступление летних осадков в парцеллах, образуемых дубом или осиной, на 80% выше, чем в еловых, а в связи с этим почва в последних к осени высыхает значительно больше, чем в парцеллах, сформированных лиственными породами (Карпачевский и др., 1968).

Сравнивая состав выявленных водорослей в разных парцеллах (табл. 4), отмечаем, что большинство видов, найденных в основной, типовой, парцелле (Дылис и др., 1964) данного биогеоценоза — елово-волосистоосоковой, — являются общими для водорослевых сообществ двух других парцелл, образованных эдификаторами-субдоминантами — осиной и папоротником. Следовательно, в водорослевой группировке ведущей парцеллы отражены закономерности строения альгосинузии исследуемого биогеоценоза. Это в свою очередь позволяет говорить о возможности

ТАБЛИЦА 4

Список видов водорослей, обнаруженных в разных парцеллах ельника волосистоосокового (+ означает присутствие)

Виды	Парцеллы		
	елово-волосистоосоковая	осиново-снытевая	крупнопапоротниковая
Cyanophyta			
Gloeocapsa minor (Kütz.) Hollerb. ampl.			+
Nostoc muscorum (Ag.) Elenk.	+	+	+
N. paludosum (Kütz.) Elenk.			+
N. punctiforme (Kütz.) Elenk. f. *punctiforme*		+	+
N. punctiforme (Kütz.)Elenk. f. *populorum* (Geitl.) Hollerb.		+	+
Anabaenopsis sp.			+
Cylindrospermum licheniforme (Bory) Kütz.			+
C. muscicola Kütz.	+	+	
Phormidium bohneri Schmidle	+	+	+
Ph. foveolarum (Mont.) Gom.	+	+	+
Ph. fragile (Menegh.) Gom.		+	
Ph. frigidum Fritsch		+	
Ph. papyraceum (Ag.) Gom.	+		
Chlorophyta			
Chlamydomonas atactogama Korsch.	+	+	+
Ch. conversa Korsch.		+	
Ch. debaryana Gorosch.		+	
Ch. elliptica Korsch.	+	+	+
Ch. gelatinosa Korsch.		+	
Ch. globosa Snow	+	+	+
Ch. gloeogama Korsch. f. *gloeogama*	+	+	+
Ch. gloeogama Korsch. f. *humicola* Hollerb.	+		
Ch. intermedia Chodat	+		
Ch. macroplastida Lund			+
Ch. media Klebs	+		+
Ch. microscopica G. S. West	+		+
Ch. minima Korsch.	+	+	+
Ch. neglecta Korsch.	+		
Ch. noctigama Korsch.	+		
Ch. oblonga Anach.			+
Ch oblongella Lund	+	+	+
Ch. pertusa Chodat	+		
Ch. peterfii Gerloff	+	+	+
Ch. platyrrhyncha Korsch.	+		
Ch. reinhardii Dang.	+	+	+
Ch. sectilis Korsch.	+		
Ch. snowiae Printz	+	+	+
Ch. subcylindracea Korsch.		+	
Ch. zebra Korsch.		+	
Actinochloris sphaerica Korsch.	+		
Chlorosarcinopsis minor (Gern) Herndon	+	+	+
Coccomyxa dispar Schmidle	+		+
C. solorinae Chodat	+	+	+
Chlorococcum humicola (Näg.) Rabenh	+	+	+
Ch. dissectum Korsch.	+	+	
Dictyococcus irregularis B.-Peters	+	+	+
D. pseudovarians Korsch.	+	+	
Kentrosphaera bristolae G. M. Smith	+		
Macrochloris dissecta Korsch.	+		
Chlorochytrium paradoxum (Klebs) G. S. West	+	+	+
Trochiscia granulata (Reinsch) Hansg.	+		
Characium simplicissimum Korsch.	+		+
Muriella magna Fritsch et John		+	
Borodinella polytetras Mill.	+	+	
Protosiphon botryoides (Kütz.) Klebs		+	
Chlorella terricola Hollerb.	+	+	
Ch. vulgaris Beijer	+	+	+

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Виды	Парцеллы		
	елово-волосистоосоковая	осиново-снытевая	крупнопапоротниковая
Keratococcus bicaudatus (A. Br.) Boye-Peters	+		
Scotiella levicostata Hollerb.	+		
Coelastrum microporum Näg.	+		
Hormidium nitens Menegh. et. Klebs	+	+	+
H. flaccidum A. Br.			+
Stichococcus minor Näg.	+	+	+
Stigeoclonium sp.		+	
Gongrosira terricola Bristol	+	+	
Protococcus viridis Ag.	+	+	
Cylindrocystis crassa De Bary			+
Xanthophyta			
Pleurochloris anomala James	+	+	+
P. commutata Pasch.	+	+	+
P. inaequalis Pasch.		+	+
P. lobata Pasch.		+	
P. magna Boye-Peters	+	+	+
P. polychloris Pasch.		+	
P. pyrenoidosa Pasch.	+	+	+
Chloridella neglecta (Pasch. et Geitl.) Pasch.		+	
Botrydiopsis arhiza Borzi	+	+	+
B. eriensis Snow		+	+
Ellipsoidion anulatum Pasch.			+
E. regulare Pasch.		+	+
E. solitare (Geitl.) Pasch.		+	+
Monodus acuminata (Gern.) Chodat		+	
M. chodatii Pasch.		+	
M. coccomyxa Pasch.		+	
Monallantus brevicylindrus Pasch.			+
M. pyreniger Pasch.		+	+
Nephrodiella phaseolus Pasch.		+	
Polyedriella aculeata Pasch.	+	+	+
P. helvetica Fisch. et Pasch.	+	+	+
Characiopsis acuta (A. Br.) Borzi	+	+	
Ch. anabaenae Pasch.	+	+	+
Ch. borziana Lemm.	+	+	+
Ch. gibba (A. Br.) Borzi		+	
Ch. gracilis Pasch.	+	+	
Ch. lunaris Pasch.	+	+	
Ch. malleolus Pasch. et Klug		+	
Ch. minima Pasch.	+	+	
Ch. minor Pasch.	+	+	+
Ch. minuta (A. Br.) Lemm.	+	+	+
Ch. minutissima Pasch.	+	+	
Ch. naegelii (A. Br.) Lemm.	+		
Ch. pinguis Ettl		+	
Ch. polychloris Pasch.		+	
Ch. pyriformis (A. Br.) Borzi f. *subsessilis* (Lemm.) Ded.-Stscheg.	+	+	
Ch. saccata Carter	+	+	+
Ch. varians Pasch.	+	+	
Bumilleriopsis brevis (Gern.) Printz	+	+	+
B. peterseniana Visch. et Pasch.	+		
B. terricola Matv.	+	+	
Heterothrix bristoliana Pasch.		+	
Bacillariophyta			
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.		+	+
Pinnularia borealis Ehr.	+	+	+
P. intermedia Lagerst			+

получения достаточно достоверной характеристики альгофлоры определенного биогеоценоза путем изучения группировок водорослей в основном типе парцелл.

С другой стороны, во всех исследованных парцеллах было найдено определенное количество специфических видов. В связи с этим можно говорить об определенном характере водорослевого сообщества, отражающем свойства парцеллы, а следовательно и о влиянии ведущего парцеллообразующего фактора — растения-эдификатора.

Таким образом, полученные данные показали наличие заметной фрагментации водорослевого сообщества в пределах биогеоценоза. Интересно отметить, что Н. В. Сдобникова (1961), изучавшая синузии водорослей основных растительных ассоциаций степной зоны, обнаружила, что альгологическая карта по сравнению с геоботанической имеет меньшую степень дробности. Можно предположить, что под травяными ассоциациями более важную роль в формировании альгофлоры играют свойства почвы, в лесных же фитоценозах влияние растительности проявляется значительно сильнее. Наши предположения совпадают с выводами Т. С. Носковой (1968б), которая отметила, что между водорослевыми сообществами однотипных лесов на разных почвах проявляется больше сходства, чем между группировками водорослей однотипных лугов на разных почвах. Частичным доказательством разной степени влияния древесной и травянистой растительности на развитие почвенных водорослей может служить меньшее количество специфических видов, обнаруженных в крупнопапоротникой парцелле, по сравнению с другими парцеллами, где эдификаторами являются деревья.

ЛИТЕРАТУРА

Андросова Е. Я. (1964). О составе водорослей почв г. Новосибирска и его окрестностей. Тр. Центр. сибирск. бот. сада, 8. — Гаврилов К. А. (1950). Влияние состава лесонасаждений на микрофлору и фауну лесных почв. Почвоведение, 3. — Голлербах М. М., Э. А. Штина. (1969). Почвенные водоросли. — Дылис Н. В. (1969). Структура лесного биогеоценоза. Комаровские чтения, 21. — Дылис Н. В., А. И. Уткин, И. М. Успенская. (1964). О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, 69, отд. биолог., 4. — Зауер Л. М. (1956). К познанию водорослей растительных ассоциаций Ленинградской области. Тр. БИН АН СССР, сер. II, 10. — Карпачевский Л. О., Н. К. Киселева, С. П. Попова. (1968). Пестрота почвенного покрова под широколиственно-еловым лесом. Почвоведение, 1. — Куликова Р. М. (1965). Изменение флоры водорослей при окультуривании торфяно-болотной почвы. Бот. журн., 50, 3. — Литвинов М. А. (1956). Биоценозы почвенных микроскопических грибов на такырах. В сб.: Такыры Западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения. — Матвиенко А. М. (1950). Почвенные водоросли заповедника «Лес на Ворскле». Уч. зап. ЛГУ, 134, сер. биолог. наук, 25. — Мельникова В. В. (1962). Водоросли пояса сероземных почв Таджикистана. Тр. БИН АН Тадж. ССР, 18. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1963). Смены синузий почвенных водорослей Земли Франца-Иосифа. Бот. журн., 48, 1. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1967). Основные принципы и методы фитоценологического исследования почвенных водорослей. В сб.: Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей в СССР. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1969). Почвенные водоросли подзоны широколиственно-хвойных лесов Амуро-Зейского междуречья. В сб.: Амурская тайга. — Носкова Т. С. (1968а). Особенности группировок водорослей некоторых растительных ассоциаций. В сб.: Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Уч. зап. Пермск. пед. инст., 64. — Носкова Т. С. (1968б). Сообщества водорослей некоторых почв Кировской области. Автореф. канд. диссерт. — Портнова-Перминова Г. Н. (1956). Некоторые данные о взаимодействии почвенных водорослей с почвенными грибами. Тр. Кировск. с.-х. инст., 11, 23. — Сдобникова Н. В. (1961). Водорослевые синузии основных растительных сообществ пустынно-степной зоны Центрального Казахстана. Матер. Казахстанск. конф. по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». — Сукачев В. Н. (1954). Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии. Вопр. ботаники, 1. — Штина Э. А. (1959а). Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области. Тр. БИН АН СССР, 2, 12. — Штина Э. А. (1959б). Сообщества водорослей основных типов почв СССР и их диагностическое значение. Бот. журн., 44, 8. — Штина Э. А. (1960). Методы учета почвенных водорослей как составной части почвенной микрофлоры. Почвоведение, 5. — Штина Э. А., М. Б. Ройзин. (1966). Водоросли подзолистых почв Хибин. Бот. журн., 51, 4. —

Gruia L. (1965). Cercetări asupra algelor din citeva soluri din România. Stiinta solului, 3, 3. — Jurgensen M. F., C. B. Davey. (1968). Nitrogen-fixing blue-green algae in acid forest and nersery soils. Canad. Journ. Microbiol., 4. — Lund J. W. G. (1945). Observation on soil algae. I. The ecology, size and taxonomy of British soil diatoms. New Phytologist, 44, 2. — Lund J. W. G. (1962). Soil algae. In: Physiology and biochemistry of algae. — Parker B. C., H. C. Bold. (1961). Biotic relationships between soil algae and other microorganisms. Amer. Journ. Bot., 48, 2. — Rosa K. (1961). Microedafon lužniho lesa u Velkeho Oseka. Práce výzkumhých ústavu lesnických ČSSR, 23. — Rósa K. (1962). Microedafon im degradierten Kieferbestand und in Töpfen auf Tertiärem Sand in Nova Ves bei České Bydějovice. Acta Univ. Carolinae, Biologia, Suppl. — Schelhorn M. (1936). Zür Ökologie und Biologie der Erdalgen. Naturwiss. u. Landwirtsch., 18.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР,
село Успенское
Московской области.

(Получено 23 II 1970).

УДК 581.526.325 (470.67)

И. С. Трифонова

ФИТОПЛАНКТОН ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА РЕКИ СУЛАК В ДАГЕСТАНЕ

I. S. TRIFONOVA. THE PHYTOPLANCTON OF THE WATERBODIES OF THE SULAK-RIVER BASIN IN DAGHESTAN A. S. S. R.

В статье приводятся данные о видовом составе и численности, а также экологическая характеристика водорослей фитопланктона некоторых типовых водоемов в бассейне р. Сулак, ранее не изученных в альгологическом отношении.

Крупнейшая река Дагестана Сулак образуется в пределах внутреннего Дагестана в результате слияния рек Аварского и Андийского Койсу, берущих начало из ледников Главного Кавказского хребта. Она впадает в Каспийское море в пределах Терско-Сулакской низменности, образуя обширную пойму. Наряду с высокими хребтами бассейн реки (площадь бассейна 13 400 км^2) охватывает большую низменность, расположенную ниже уровня моря. Такое разнообразие рельефа обусловливает наличие в бассейне реки водоемов разного типа — от высокогорных озер до озер заболоченной поймы. Кроме того, на р. Сулак имеется ряд искусственных водохранилищ. Альгофлора водоемов Дагестана до сих пор практически не изучалась.

Экспедицией Лаборатории озероведения АН СССР в июне—августе 1968 г. обследованы некоторые водоемы в бассейне р. Сулак. Материалом для настоящей статьи послужили 50 количественных и 20 качественных проб фитопланктона. Количественные пробы отбирались батометром Руттнера, фиксировались 40% формалином, концентрировались отстойным способом с последующим отцеживанием и просчитывались в камере Нажотта объемом 0.05 мл. Качественные пробы собирались сетью Апштейна из газа № 73. Параллельно с отбором проб измерялись pH, температура воды и прозрачность по белому диску.

Полученные материалы позволяют дать характеристику фитопланктона исследованных водоемов, которые, следуя вертикальной зональности, можно разбить на следующие группы:

I. Высокогорное озеро Кезенойам (Большое Форельное), самое большое озеро Дагестана, расположенное в Андийском хребте на высоте 1860 м. Максимальная глубина его свыше 300 м, длина 3.8 км, ширина 1.1 км.

II. Водоемы предгорной полосы: 1) оз. Алтауское в 30 км от р. Сулак у сел. Темиргоэ. Это в прошлом соленое озеро опресняется водой ирригационного канала, удобряется и используется для разведения рыбы.

Максимальная глубина до 2 м, длина около 6 км, ширина в среднем 1 км; 2) подплотинное озеро — небольшой солоноватый водоем на правом берегу р. Сулак ниже плотины Чир-Юртовской ГЭС. Глубина его до 1 м, длина около 300 м и ширина до 30 м. Водоем сильно загрязняется бытовыми стоками поселка и зарастает водной растительностью.

III. Водоемы заболоченной поймы — оз. Мехтеб и оз. Шайтан-Казак. Последнее представляет собой старицу р. Сулак длиной около 5 км, шириной до 1 км и максимальной глубиной до 3 м. Пойменные озера сильно зарастают водной растительностью, в результате чего их открытая часть значительно сокращена. На поверхности воды и в зарослях в массе развиваются нитчатые водоросли, образуя скопления «тины».

IV. Особую группу составляют водохранилища. Чир-Юртовское водохранилище расположено в предгорной полосе на высоте 92—96 м над ур. м. Максимальная глубина его у плотины 34 м, длина 10 км, ширина до 2 км. Водохранилище используется для ирригации и водоснабжения, отличается непостоянством гидрологического режима, большой проточностью и повышенной мутностью воды, которая в свою очередь обусловливает низкую прозрачность.

Несмотря на разнообразие экологических условий, качественный состав фитопланктона водоемов бассейна р. Сулак относительно беден. В фитопланктоне исследованных водоемов обнаружено более 120 видов и разновидностей водорослей (табл. 1), которые в систематическом отношении распределяются следующим образом: *Cyanophyta* — 23, *Chrysophyta* — 2, *Bacillariophyta* — 20, *Xanthophyta* — 1, *Pyrrophyta* — 6, *Euglenophyta* — 9, *Chlorophyta* — 60. Следует отметить, что сюда входят и случайнопланктонные формы (около 30%). Соотношение в планктоне типично- и случайнопланктонных форм зависит от глубины и степени зарастания водоема макрофитами. Наибольший процент случайнопланктонные формы составляют в сильно заросшем оз. Шайтан-Казак и в мелководном подплотинном озере. Совершенно отсутствуют случайнопланктонные формы в пелагиали глубоководного оз. Кезенойам.

Разная степень минерализации исследованных водоемов обусловливает существование в них двух экологических групп водорослей: пресноводных олигогалобов, среди которых выделяются галофобы, индифференты и галофиты, и солоноватоводных мезогалобов. Из последних встречен только один планктонный вид *Chaetoceros muelleri* в солоноватом подплотинном озере. Наиболее характерны для исследованных водоемов индифферентные и галофильные виды. К ним относится 90% всех встреченных форм. Типичные пресноводные водоросли галофобы представлены ацидофильными десмидиевыми из родов *Closterium*, *Cosmarium*, *Euastrum* и встречены только в оз. Шайтан-Казак, расположенном в заболоченной пойме и отличающемся кислой реакцией среды (табл. 2).

Наиболее разнообразно представленной группой в исследованных водоемах являются зеленые водоросли. Из них наиболее многочисленны и повсеместно распространены протококковые из родов *Oocystis*, *Ankistrodesmus*, *Scenedesmus* и др. В планктоне большинства водоемов попадались зигнемовые и эдогониевые водоросли, образующие скопления нитчаток.

Второй по числу видов группой являются синезеленые водоросли. Для этой группы характерно отсутствие наиболее распространенных планктонных форм, обычно вызывающих «цветение» воды. Ни разу не встречен *Aphanizomenon*, слабо представлены роды *Anabaena* и *Microcystis*. Наиболее разнообразны и широко распространены виды из родов *Merismopedia* и *Gloeocapsa*, довольно часты виды *Oscillatoria*.

Среди диатомовых также нужно отметить отсутствие широко распространенных планктонных видов из родов *Melosira*, *Asterionella*, *Tabellaria*. В большинстве водоемов диатомовые представлены только донными формами. Из типичнопланктонных встречены только 3 вида *Cyclotella*, 2 планктонных вида *Nitzschia* и *Chaetoceros muelleri*. В оз. Кезенойам обнаружены нити *Melosira islandica*.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав и максимальная численность водорослей фитопланктона (в тысячах кл./л) в исследованных водоемах (1 — оз. Кезенойам, 2 — оз. Алтауское, 3 — Подплотинное оз., 4 — оз. Шайтан-Казак, 5 — Чир-Юртовское водохранилище вместе с заливами)

Виды	1	2	3	4	5
Cyanophyta					
Rhabdoderma lineare Schmidle et Laut.	—	+	—	+	—
Merismopedia punctata Meyen	—	320.0	7600.0	64.0	—
M. glauca f. *insignis* (Schkorb.) Geitl.	+	—	—	+	—
M. tenuissima Lemm.	—	151400.0	—	76.8	—
Microcystis pulverea (Wood) Elenk.	—	—	—	80.0	—
Gloeocapsa minuta (Kütz.) Hollerb.	—	—	15400.0	31.2	—
G. limnetica (Lemm.) Hollerb.	—	—	—	+	—
G. minor (Kütz.) Hollerb.	—	400.0	220.0	40.0	—
Coelosphaerium kuetzingianum Näg.	—	+	—	60.0	—
C. minutissimum Lemm.	—	26000.0	—	+	—
Gomphosphaeria aponina f. *delicatula* (Vir.) Elenk.	—	—	400.0	+	—
G. lacustris f. *compacta* (Lemm.) Elenk.	—	+	—	+	—
Anabaena scheremetievi Elenk.	—	—	—	+	—
A. oscillarioides Bory	—	—	+	+	—
A. variabilis f. *crassa* Woronich.	—	—	—	+	+
Rivularia aquatica (de Wild.) Geitl.	—	—	—	+	—
Oscillatoria tenuis Ag. f. *tenuis*	—	—	520.0	+	—
O. tenuis f. *woronichiniana* Elenk.	—	—	+	—	—
O. irrigua (Kütz.) Gom.	—	—	—	+	—
O. limosa Ag.	—	—	—	+	20.0
Spirulina jenneri (Hass)) Kütz.	—	—	600.0	+	—
Phormidium foveolarum (Mont.) Gom.	—	—	+	—	—
Lyngbya mayor Menegh.	—	—	—	+	—
Chrysophyta					
Dinobryon cylindricum Imh.	3.6	—	—	—	—
D. sertularia Ehr.	9.6	—	—	1.6	—
Bacillariophyta					
Melosira varians Ag.	—	—	—	+	+
M. islandica O. Müll.	+	—	—	—	+
Cyclotella kützingiana Thw.	+	—	—	—	—
C. ocellata Pant.	3.2	—	—	—	—
C. meneghiniana Kütz.	1.6	—	—	—	—
Chaetoceros muelleri Lemm.	—	—	180.0	—	—
Fragilaria capucina Desm.	+	—	—	+	—
Synedra ulna (Nitzsch) Ehr. var. *ulna*	—	+	—	+	+
S. ulna var. *biceps* (Kütz.) Schönf.	—	—	—	+	+
S. acus Kütz.	+	—	—	+	+
Cocconeis placentula var. *lineata* (Ehr.) Cl.	+	—	—	+	—
Navicula sp.	—	—	360.0	2.4	5.0
Pinnularia sp.	+	—	20.0	+	2.0
Gomphonema acuminatum Ehr.		—	—	+	+
Nitzschia gracilis Hantzsch.	—	—	—	+	4.0
N. acicularis W. Sm.	—	—	36.0	11.2	36.0
N. sigmoidea Ehr.) W. Sm.	—	—	—	+	+
N. longissima var. *reversa* W. Sm.	—	—	—	+	34.0
N. lorenziana Grün.	—	—	+	+	+
Nitzschia sp.		—	20.0	+	12.0
Xanthophyta					
Tribonema vulgare Pasch.	—	—	—	+	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	1	2	3	4	5
Pyrrophyta					
Cryptomonas ovata Ehr.	—	—	420.0	1.2	—
Cryptomonas sp.	—	—	3400.0	—	—
Chilomonas paramaecium Ehr.	—	—	1360.0	—	—
Glenodinium quadridens (Stein) Schiller	—	—	—	1.2	1.0
Peridinium cinctum (O. F. M.) Ehr.	+	—	—	16.0	+
Ceratium hirundinella (O. F. M.) Bergh	4.8	—	—	—	+
Euglenophyta					
Trachelomonas sp.	—	—	—	+	3.0
Strombomonas fluviatilis (Lemm.) Defl.	—	—	+	—	+
Euglena acus Ehr.	—	—	—	1.6	—
E. polymorpha Dang.	—	—	20.0	—	—
E. viridis Ehr.	—	—	20.0	—	—
Euglena sp.	—	—	—	0.8	+
Phacus parvulus Klebs	—	—	60.0	—	—
Ph. acuminatus Stokes	—	—	140.0	—	—
Ph. pleuronektes var. *prunoideus* (Roll) Popova	—	+	—	0.4	—
Chlorophyta					
Palmellocystis planctonica Korschik.	+	—	+	+	—
Pediastrum tetras (Ehr.) Ralfs	—	—	—	0.4	—
P. biradiatum Meyen	—	—	—	+	—
P. duplex var. *cornutum* Racib.	—	—	—	+	16.0
Chlorella sp.	—	—	280.0	17.6	8.0
Tetraedron minimum (A. Br.) Hansg.	—	—	—	10.0	—
T. incus (Teiling) G. M. Smith	—	—	—	1.6	—
Lagerheimia quadriseta (Lemm.) G. M. Smith	—	—	—	0.4	—
Oocystis borgei Snow	+	280.0	—	21.0	8.0
O. solitaria Wittr.	—	+	—	+	—
O. lacustris Chod.	—	+	—	+	—
O. parva W. et G. S. West	—	640.0	—	8.0	—
O. pusilla Hansg.	—	—	—	+	18.0
Didymocystis planctonica Korschik.	—	120.0	200.0	+	—
Ankistrodesmus acicularis (A. Br.) Korschik.	—	—	—	+	5.0
A. braunii Brunnth.	—	16.0	80.0	0.8	—
A. arcuatus Korschik.	—	—	20.0	—	—
A. falcatus (Corda) Ralfs	+	—	—	+	—
A. minutissimus Korschik.	—	—	920.0	—	—
A. pseudomirabilis Korschik.	—	—	—	+	5.0
Kirchneriella obesa (West) Schmidle	—	—	—	41.6	—
K. lunaris (Kirchn.) Moeb	—	+	—	+	—
Sphaerocystis schroeteri Chod.	—	—	—	+	—
Dictyosphaerium pulchellum Wood	—	—	—	12.8	—
D. ehrenbergianum Näg.	—	320.0	—	+	—
Coelastrum sphaericum Näg.	—	—	16.0	6.4	—
C. microporum Näg.	+	—	—	+	—
Crucigenia irregularis Wille	—	—	—	16.0	—
Dicellula planctonica Swir.	—	—	—	0.8	—
Scenedesmus bijugatus (Turp.) Kütz.	—	160.0	280.0	10.4	142.0
S. arcuatus Lemm.	—	—	—	6.4	—
S. obliquus (Turp.) Kütz.	—	—	3520.0	—	—
S. quadricauda (Turp.) Bréb.	—	80.0	—	+	4.0
S. apiculatus (W. et W.) Chod.	+	—	—	+	—
S. denticulatus var. *australis* Playfair	+	—	—	+	—
Tetradesmus lunatus Korschik.	—	—	120.0	—	—
Oedogonium sp. ster.	+	—	—	+	—
Spyrogyra sp. sp.	—	+	—	+	—
Zygnema sp.	—	—	—	+	—
Mougeotia sp. sp.	—	—	—	+	—
Vaucheria sp.	—	—	+	—	—
Gonatozygon monataenium De-Bary	—	—	—	0.4	—
Closterium aciculare Tuffen West	—	—	-	0.8	—
Cl. moniliferum (Bory) Ehr.	—	—	—	+	—
Cl. leibleinii Kütz.	—	—	—	+	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	1	2	3	4	5
Cl. gracile f. *tenue* (Lemm.) Kossinsk.	—	—	—	1.6	—
Cl. littorale Gay	—	—	+	+	—
Euastrum dubium Näg.	—	—	—	2.8	—
Cosmarium granatum Bréb.	—	—	—	0.4	—
C. humile var. *glabrum* Gutw.	—	—	—	0.8	—
C. nutidulum De Not.	—	—	—	+	—
C. subcrenatum Hantzsch.	—	—	—	0.8	—
C. depressum var. *reniforme* West et G. S. West	—	—	—	0.4	—
C. subundulatum Wille	—	—	—	0.4	—
C. punctulatum Bréb.	—	—	—	0.4	—
C. subtumidum Nordst.	—	—	—	+	—
C. orthostichum Lund	—	—	—	1.2	—
Cosmarium sp.	+	—	—	+	—
Cosmocladium pulchellum Bréb.	—	—	—	20.0	—
Staurastrum gracile Ralfs	—	—	—	0.8	—

Примечание. + вид найден только в качественных пробах; — вид не найден.

Довольно разнообразно представлены эвгленовые водоросли. Ведущее место среди них занимают представители родов *Euglena* и *Phacus*, которые достигают наибольшего развития в подплотинном озере.

Пирофитовые водоросли представлены 6 видами, из них 3 вида криптомонад и 3 перидиний. Такой обычный вид, как *Geratium hirundinella*, в массе развивается только в оз. Кезенойам, а в других водоемах встречается спорадически. Наиболее широко распространенным видом является *Peridinium cinctum*. Массовое развитие сапробных организмов из криптомонад в подплотинном озере обусловлено его значительным загрязнением.

ТАБЛИЦА 2

Количество видов, максимальная общая численность фитопланктона и некоторые факторы среды в исследованных водоемах

Водоем	Дата	Прозрачность	Температура воды	pH	Количество видов	Тысяч, кл/л
Оз. Кезенойам	12 VIII	3.0	18.2	7.58	25	16.4
Оз. Алтауское	9 VII	0.2	27.0	8.6	19	180040.0
Подплотинное озеро	15 VIII	0.6	23.0	8.3	36	25420.0
Оз. Шайтан-Казак	3 VII	2.5	23.0	6.5	100	470.0
Чир-Юртовское водохранилище	2 IX	0.6	17.5	7.39	30	75.0

Золотистые водоросли представлены всего 2 видами рода *Dinobryon*.

Общий уровень развития фитопланктона основных типов водоемов в бассейне р. Сулак невысокий (табл. 2). Ни в одном из исследованных водоемов «цветения» не наблюдалось.

Отсутствие фитопланктона характерно для большинства горных рек Кавказа (Жадин и Герд, 1961), что объясняется особенностями их режима и питания, в первую очередь повышенной мутностью воды. По мутности реки Дагестана не имеют себе равных на территории СССР. (Кисин, Тертерев и Гюль, 1959). Холодные мутные воды Сулака отрицательно влияют на развитие альгофлоры в водоемах, которые связаны с рекой. Так, в евтрофном (по данным Аливердиевой, 1965) озере Мехтеб после обводнения его Сулакской водой фитопланктон, по нашим наблюдениям, фактически отсутствует.

Значительного развития водоросли фитопланктона достигают только в не связанных с рекой водоемах с повышенным содержанием питательных веществ, таких, как удобряемое оз. Алтауское и загрязняемое Подплотинное озеро. В этих мелководных, хорошо прогреваемых водоемах наблюдается массовое развитие отдельных видов водорослей, что характерно для евтрофных водоемов. Доминирующими являются синезеленые и протококковые водоросли.

Наиболее беден как в качественном, так и в количественном отношении фитопланктон высокогорных озер, примером которых является оз. Кезенойам. В пелагиали его развивается типичный для альпийских олиготрофных озер Кавказа (Вейсиг, 1931) комплекс планктонных форм: *Dinobryon*, *Cyclotella* и *Ceratium*. Общая численность водорослей чрезвычайно низкая и резко падает с глубиной. Уже на глубине 2 м обнаруживаются только единичные клетки.

Для озер заболоченной поймы, как это видно на примере оз. Шайтан-Казак, характерна разнообразная альгофлора. Но при общем обилии видов ни один из них не достигает значительного развития, т. е. нет доминирующих форм. Развитие фитопланктона в этих водоемах ограничивается их сильным зарастанием и массовым развитием нитчатых водорослей.

Олиготрофный характер Сулакских вод и в первую очередь их огромная мутность является также определяющим фактором при формировании альгофлоры Сулакских водохранилищ (Трифонова, 1969).

Фитопланктон Чир-Юртовского водохранилища крайне беден. В верхней речной части водоросли вообще отсутствуют. Фитопланктон обнаруживается только в приплотинном участке водохранилища при максимальной прозрачности 0.6 м и представлен мелкими диатомовыми из рода *Nitzschia*. Несколько большим разнообразием видов и более высокой численностью отличается фитопланктон заливов водохранилища, где в массе развиваются протококковые и эвгленовые водоросли.

ЛИТЕРАТУРА

Алывердиева Л. А. (1965). Микробиологическая характеристика основных типов водоемов Дагестана. Автореф. диссерт. — Вейсиг С. Я. (1931). Озеро Гек-Гель. Гидробиологический очерк. — Жадин В. И. и С. В. Герд. (1961). Реки, озера, водохранилища СССР, их фауна и флора. — Кисин И. М., А. А. Тертерев и К. К. Гюль. (1959). Природа Дагестана. — Трифонова И. С. (1969). Прогноз развития фитопланктона в Чиркейском водохранилище на р. Сулак. Матер. совещ. по прогнозированию содержания органич. веществ. и биоген. элементов в водохранилищах. Рыбинск.

Лаборатория озероведения
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 6 I 1971).

УДК 581.526.325 (282.247.41) (470.46)

Л. Н. Волошко

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА НИЖНЕЙ ВОЛГИ И ЕЕ ДЕЛЬТЫ

L. N. VOLOSHKO. ON THE SPECIAL COMPOSITION OF PHYTOPLANCTON IN THE LOWER VOLGA AND ITS DELTA

В период исследований, проведенных автором в 1964, 1968 и 1969 гг. в основных рукавах дельты, отмечено 287 видов, разновидностей и форм водорослей, из них 151 указаны впервые. Наиболее массовыми были виды *Stephanodiscus subtilis*, *Melosira granulata* var. *granulata*, *M. islandica* subsp. *helvetica* и *Binuclearia lauterbornii* var. *lauterbornii*. Сопоставление наших данных с литературными показало, что после образования Волгоградского водохранилища, в условиях зарегулированного стока в фитопланктоне Нижней Волги произошли некоторые изменения. Увеличилось число видов зеленых и синезеленых водорослей, отмечены

некоторые отличия в составе доминирующего комплекса. В сезонном развитии водорослей заметных изменений не произошло. В целом Нижняя Волга (от Волгограда до взморья) сохранила реофильный характер фитопланктона.

Фитопланктон Нижней Волги стали изучать с начала текущего столетия. Первые сведения о составе водорослей в районе дельты Волги содержат работы В. П. Зыкова (Zykoff, 1906), Н. Н. Лебедева (1909), М. Х. Сергеевой и др. (1909), М. Х. Эльдаровой-Сергеевой (1913). Последняя работа является наиболее полной, поскольку в ней излагаются результаты круглогодичных наблюдений в русле Волги и некоторых водоемах западной части дельты.

Некоторые сведения о составе фитопланктона Нижней Волги содержатся в статье И. А. Киселева (1948), в которой дается краткая характеристика видового состава водорослей у Астрахани с мая по ноябрь 1939 г.

Влияние зарегулирования стока (в связи с образованием Волгоградского водохранилища) на качественное развитие фитопланктона в Нижней Волге рассматривается в работах В. Г. Стройкиной (1962, 1963), И. В. Потоцкой и О. Г. Кафтанниковой (1962).

Данные по систематическому составу водорослей Нижней Волги в работах большинства вышеуказанных авторов устарели и требовали ревизии. После тщательного пересмотра флористических списков 90 видов были сведены нами в синонимику.

В настоящее время, по литературным сведениям, в Нижней Волге в районе дельты (без учета временных и малопроточных водоемов) известно 222 вида водорослей: диатомовых — 115 (52%), зеленых — 77 (34%), синезеленых — 19 (9%), эвгленовых — 4 (2%), золотистых — 4 (2%) и пирофитовых — 3 (1%).

Помимо вышеперечисленных исследований имеется ряд флористических (Дубровин и др., 1910—1912; Чугунов, 1920) и гидробиологических работ (Ивлев, 1940; Горбунов, 1955, 1958, 1961, 1963; Горбунов и др., 1965; Ивлев и Мухаревская, 1965) о составе водорослей некоторых водоемов дельты и авандельты с указанием их численности и биомассы.

В результате всех этих исследований общий список водорослей Нижней Волги с учетом видов, найденных в различных водоемах дельты и авандельты, увеличился на 136 видов и включает 358 представителей: 166 (47%) диатомовых, 144 (40%) зеленых, 26 (7%) синезеленых, 13 (4%) эвгленовых, 5 (1%) золотистых и 4 (1%) пирофитовых.

На основании литературных сведений нами установлено, что в фитопланктоне русла Нижней Волги до зарегулирования ее стока по видовому составу и количественному развитию почти во все сезоны преобладали диатомеи, значительно уступали им синезеленые и зеленые водоросли. Максимум развития фитопланктона отмечался в августе. «Цветение» воды, вызываемое синезелеными водорослями, наблюдалось в конце лета и начале осени лишь в некоторых ильменях и протоках дельты, не заросших макрофитами. Среди диатомовых водорослей в русле Волги доминировали *Asterionella formosa*, *A. gracillima*, *Attheya zachariasii*, *Cyclotella comta*, *Diatoma elongatum* var. *elongatum* et var. *tenuis*, *Fragilaria crotonensis*, *Melosira granulata*, *M. italica*, *M. distans*, *M. islandica*, *Synedra actinastroides*, *S. acus* var. *acus* et var. *radians*, *S. ulna*, *Nitschia acicularis*, *Stephanodiscus binderanus*, *St. hantzschii*. Из зеленых водорослей преобладали *Dictyosphaerium ehrenbergianum*, *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, *Scenedesmus quadricauda*, *Tetraspora gelatinosa*, а из синезеленых — *Anabaena flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* f. *aeruginosa* et f. *flos-aquae* и *M. pulverea*.

Настоящая работа служит продолжением начатых в 1964 г. исследований (Волошко, 1967, 1968а, б, 1969) видового состава, численности и динамики фитопланктона Нижней Волги (от Волгограда до взморья) и некоторых протоков ее дельты. Целью этой работы является анализ данных по видовому составу водорослей в Нижней Волге до и после зарегулирования стока у Волгограда.

Материалом исследования послужили сборы автора и сотрудников Каспийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства, проведенные весной, летом и осенью 1964, 1968 и 1969 гг. В основном русле Волги пробы фитопланктона отбирались из поверхностного и придонного слоев воды на 12 станциях, а в восточных рукавах дельты только из поверхностного слоя на 7 станциях.

За период наших исследований в Волге и дельте отмечено 287 видов, разновидностей и форм, относящихся к следующим отделам водорослей: диатомовых — 128, зеленых — 103, синезеленых — 43, эвгленовых — 5, пирофитовых — 4, золотистых — 4. Представлены они большей частью пресноводными (74%) и в меньшей степени пресноводно-солоноватоводными формами (22%) с небольшой примесью солоноватоводных форм (4%). Впервые для района наших исследований указан 151 вид, в основном диатомовых и зеленых водорослей.

Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) наиболее многочисленны и составляют 45% от общего числа видов фитопланктона. Представлены они преимущественно пресноводными (52%) и пресноводно-солоноватоводными (41%) формами и в значительно меньшей степени солоноватоводными (7%) формами. Среди диатомей в планктоне Волги наибольшее значение по численности и биомассе имеют представители класса *Centrophyceae* (22 вида из 6 родов), развивавшиеся в большом количестве во все сезоны года.

Половина обнаруженных видов этого класса принадлежит роду *Melosira* Ag. (11 видов), представители которого — *M. granulata* (Ehr.) Ralfs var.*granulata* и *M. islandica* subsp. *helvetica* O. Müll. развивались в планктоне Волги в массе весной и летом. В августе была обильна *M. italica* (Ehr.) Kütz. var. *italica.* В дельтовом участке основного русла Волги летом в заметном количестве встречался бентопланктонный галофил *M. varians* Ag. Другие виды этого рода встречаются реже и менее обильны.

Род *Stephanodiscus* Ehr. включает 5 видов, все они галофилы. Доминирующим видом фитопланктона летом и осенью является *St. subtilis* (Van Goor) A. Cl. (Кузьмин и др., 1970).

В значительном количестве с мая по август в планктоне Нижней Волги отмечались *St. hantzschii* Grun. и *St. astraea* (Ehr.) Grun. var. *astraea,* а с августа по октябрь — *St. binderanus* (Kütz.) Krieg.

Другие роды центрических диатомей представлены в основном единичными видами, хотя некоторые из них, например *Cyclotella meneghiniana* Kütz. и *Thalassiosira incerta* Makar., наблюдались по всему течению Нижней Волги, но не были обильными.

Основную часть среди диатомей в фитопланктоне Волги составляют представители класса *Pennatophyceae* — 106 видов и разновидностей, относящихся к 23 родам. Среди них истинно планктонных форм немного, но по количественному развитию они преобладают над бентосными, которые наиболее разнообразны по видовому составу. Так, 2 планктонных вида из рода *Asterionella* Hass. — *A. formosa* Hass. и *A. gracillima* (Hantzsch) Heib. вегетируют во все сезоны, достигая значительного развития в период с мая по август. Эти виды предпочитают районы со скоростью течения менее 1 м/сек.

Из рода *Diatoma* DC. в районе наших исследований известно 5 видов, но только один из них — *D. elongatum* (Lyngb.) Ag. var. *elongatum* — постоянный обитатель планктона.

Довольно часто наблюдается в реке и протоках дельты в течение всего вегетационного периода планктонный вид рода *Nitzschia* Hass. — *N. acicularis* W. Sm., а во второй половине лета — *N. holsatica* Hust. Другой планктонный вид — *N. closterium* (Ehr.) W. Sm. зафиксирован в мае (с отметкой единично) в низовьях дельты, а из 14 обнаруженных бентопланктонных и бентосных видов этого рода только *N. palea* (Kütz.) W. Sm. var. *palea* встречалась чаще других и в несколько большем количестве. В незначительном количестве найден планктонный представитель рода *Fragilaria* Lyngb. — *F. crotonensis* Kitt.

Из бентопланктонных и бентосных форм класса *Pennatophyceae* заметного количественного развития в русле Волги достигают лишь *Synedra acus* Kütz. var. *acus* и *S. ulna* (Nitzsch) Ehr. var. *ulna*; наибольшее видовое разнообразие отмечено в роде *Navicula* Bory (27 видов), однако все они встречаются в планктоне лишь в небольших количествах. Остальные роды диатомовых водорослей в фитопланктоне Нижней Волги и ее дельты менее разнообразны и не играют заметной роли.

Зеленые водоросли (*Chlorophyta*) представлены несколько меньшим количеством видов — 103 (35.5%). Они принадлежат к 5 классам, 7 порядкам, 15 семействам и 42 родам. Наиболее обычны в фитопланктоне Волги протококковые (*Protococcophyceae*), вольвоксовые (*Volvocophyceae*) и улотриксовые (*Ulotrichophyceae*) водоросли.

В планктоне Нижней Волги найдено 72 вида протококковых водорослей, относящихся к 26 родам. Все они являются типично планктонными формами. Заметного развития протококковые водоросли достигали летом, однако ни один из них не был отмечен в массе. По количеству видов на первом месте стоят роды *Scenedesmus* Meyen (9 видов) и *Ankistrodesmus* Corda (9 видов). В заметном количестве отмечались *Scenedesmus quadricauda* (Turp). Bréb. var. *quadricauda*, *Pediastrum duplex* Meyen var. *duplex*, *Micractinium bornhemiense* (Conrad) Korsch., *M. pusillum* Fres., *Dictyosphaerium pulhellum* Wood, *Tetrastrum glabrum* (Roll) Ahlstr. et Tiff. и некоторые другие виды.

Из вольвоксовых (15 видов) хорошо развивались летом (особенно в дельте) *Chlamydomonas* sp. sp., *Pandorina morum* (Müll.) Bory, *P. charkoviensis* Korsch. и *Eudorina elegans* Ehr.

Из класса *Ulotrichophyceae*, представленного только 2 видами, широко распространена в летнем планктоне *Binuclearia lauterbornii* (Schmidle) Pr.-Lavr. var. *lauterbornii*. Этот вид в массе развивается в основном русле Волги и в несколько меньшем количестве в восточных рукавах ее дельты. Второй представитель этого класса *Ulothrix subtillissima* Rab. встречается редко. Из других групп зеленых водорослей отмечены одиночные экземпляры десмидиевых, зигнемовых и сифонокладиевых.

Синезеленые водоросли (*Cyanophyta*) в планктоне нижней Волги представлены 43 видами (15%) из 15 родов, относящихся к классам *Chroococcophyceae* (порядок *Chroococcales*) и *Hormogonophyceae* (порядки *Nostocales* и *Oscillatoriales*). Из порядка *Chroococcales* (21 вид) наиболее разнообразны в планктоне роды *Microcystis* (Meyen) Elenk. (7 видов), *Gloeocapsa* (Kütz.) Hollerb. emend. (5 видов), *Merismopedia* (Meyen) Elenk. (4 вида). Из этих родов к характерным обитателям планктона Волги в первую очередь относятся *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *M. pulverea* (Wood) Elenk. f. *pulverea* et. f. *delicatissima* (W. et G. S. West) Elenk., а также *Gloeocapsa minuta* (Kütz.) Hollerb. f. *minuta*, *G. minor* (Kütz.) Hollerb. f. *minor*, *Merismopedia glauca* (Ehr.) Näg. f. *glauca*, *M. tenuissima* Lemm.

Класс *Hormogonophyceae* не менее разнообразно представлен в Волге и ее дельте, чем класс *Chroococcophyceae*; в его состав входит 22 вида. Порядку *Nostocales* принадлежат 9 видов. В заметном количестве среди них в фитопланктоне во второй половине лета развиваются *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. f. *flos-aquae*, *A. scheremetievii* Elenk. f. *scheremetievii*, *A. spiroides* Kleb. f. *spiroides*.

Порядок *Oscillatoriales* включает в Нижней Волге 13 видов, 9 из которых принадлежит роду *Oscillatoria* Vauch. Довольно обычны в планктоне *O. chalybea* (Mert.) Gom. f. *chalybea*, *O. limosa* Ag. f. *limosa*, *O. tenuis* Ag. f. *tenuis*. С апреля в Волге и ее дельте отмечается *Pseudanabaena galeata* Böch. f. *galeata*. В слизи *Microcystis aeruginosa* встречается *Phormidium mucicola* Hub.-Pest. et Naum. f. *mucicola*. Синезеленые водоросли интенсивно вегетируют в планктоне Нижней Волги в течение второй половины лета, т. е. в период наибольшего прогрева воды, но обычно не вызывают ее «цветения».

Эвгленовые (*Euglenophyta*), **пирофитовые** (*Pyrrophyta*) и **золотистые** (*Chrysophyta*) водоросли отмечены в небольшом числе — 13 видов (4.5%) и существенного значения в планктоне Волги не имеют. Из пирофитовых интересно нахождение солоноватоводных видов — *Peridinium trochoideum* (Stein) Lemm. и *Glenodinium caspicum* (Ostf.) Schiller.

Сезонная смена комплексов фитопланктона происходит довольно отчетливо. В апреле фитопланктон бедный и состоит в основном из малочисленных диатомовых водорослей. В мае начинается массовое развитие *Melosira islandica* subsp. *helvetica* в сопровождении *Asterionella formosa, Diatoma elongatum* var. *elongatum*, *Stephanodiscus hantzschii* и *St. astraea* var. *astraea*. Летний комплекс доминирующих видов состоит из диатомей — *Stephanodiscus subtilis*, *Melosira granulata* var. *granulata* et var. *angustissima* и зеленой водоросли *Binuclearia lauterbornii* var. *lauterbornii*. Им сопуствуют в течение всего лета *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus hantzschii*, *St. astraea* var. *astraea* и только в июне *Melosira islandica* subsp. *helvetica* и *Diatoma elongatum* var. *elongatum*. В конце лета в заметном числе клеток появляются *Melosira italica* var. *italica* и *Stephanodiscus binderanus*. Из зеленых водорослей летом наиболее интенсивно развиваются *Dictyosphaerium pulchellum*, *Micractinium bornhemiense, M. pusillum, Pediastrum duplex* var. *duplex, Scenedesmus quadricauda* var. *quadricauda, Chlamydomonas* sp. sp., *Eudorina elegans, Pandorina charkoviensis*, *P. morum* и некоторые другие виды. В состав летнего комплекса из синезеленых водорослей входят *Anabaena flos-aquae* f. *flos-aquae*, *A. scheremetievii* f. *scheremetievii*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* f. *aeruginosa* et f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk., *M. pulverea* f. *pulverea* et f. *delicatissima*, *Pseudanabaena galeata* f. *galeata*. Осенью с понижением температуры воды фитопланктон обогащается диатомовыми водорослями. Однако обильно в это время вегетирует только *Stephanodiscus subtilis*. Значительно снижается в это время численность видов летнего планктона — *Melosira italica* var. *italica, M. granulata, Stephanodiscus binderanus, St. hantzschii, Binuclearia lauterbornii* var. *lauterbornii*.

Таким образом, в фитопланктоне Нижней Волги в период наших исследований наибольшее число видов обнаружено среди диатомовых и зеленых водорослей. По количественному развитию во все сезоны преобладали диатомеи. Менее многочисленны зеленые и синезеленые водоросли (см. таблицу). Наиболее интенсивная вегетация зеленых водорослей наблюдалась в течение всего лета, а синезеленых — в августе. Самыми массовыми видами в фитопланктоне Нижней Волги были *Stephanodiscus subtilis, Melosira granulata* var. *granulata, M. islandica* subsp. *helvetica* и *Binuclearia lauterbornii* var. *lauterbornii*.

Сопоставляя наши данные со сведениями о составе водорослей до зарегулирования стока Волги, следует отметить, что в фитопланктоне реки уменьшился процент диатомей, а процент зеленых (главным образом протококковых и вольвоксовых) и синезеленых водорослей увеличился (см. таблицу). Что касается времени их развития, то, вероятно, вследствие сохранения значительной проточности русла Волги заметных изменений не произошло. Среди отмеченных нами 287 видов и разновидностей 151 таксон обнаружен впервые в этом районе, а 136 видов являются общими с видами, известными в Нижней Волге и ее дельте до зарегулирования стока. Из 29 видов, ранее преобладавших в планктоне реки, 22 вида по-прежнему входят в доминирующий комплекс, как например *Asterionella formosa*, *Diatoma elongatum* var. *elongatum*, *Melosira granulata* var. *granulata*, *M. italica* var. *italica*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Scenedesmus quadricauda* var. *quadricauda*, *Pediastrum duplex*. var. *duplex*, *Anabaena flos-aquae* f. *flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* f. *aeruginosa* и ряд других видов.

Количество видов водорослей разных систематических групп в фитопланктоне Нижней Волги и Волгоградского водохранилища (в скобках количество видов в процентах)

Отделы и классы водорослей	В Нижней Волге и водоемах дельты до зарегулирования стока [1]	В Волгоградском водохранилище [2]	В Нижней Волге и некоторых протоках дельты [3]
Bacillariophyta	166 (47)	119 (43)	128 (45)
Chlorophyta	144 (40)	82 (29)	103 (35.5)
Protococcophyceae	66 (18)	61 (21.5)	72 (25)
Volvocophyceae	11 (3)	12 (4.5)	15 (5)
Ulotrichophyceae	5 (1.5)	6 (2)	2 (1)
Zygnematophyceae	61 (17)	3 (1)	13 (4)
Siphonocladophyceae	1 (0.5)	—	1 (0.5)
Cyanophyta	26 (7)	60 (22.5)	43 (15)
Euglenophyta	13 (4)	7 (2.5)	5 (1.5)
Pyrrophyta	4 (1)	5 (1.5)	4 (1.5)
Chrysophyta	5 (1)	5 (1.5)	4 (1.5)
Всего	358 (100)	278 (100)	287 (100)

Несколько видов — *Attheya zachariasii* Brun., *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz., *Fragilaria crotonensis* Kitt., *Melosira distans* (Ehr.) Kütz. var. *distans*, — доминировавших ранее, сейчас встречаются в небольшом количестве, а *Synedra actinastroides* Lemm. и *Tetraspora gelatinosa* (Vauch.) Desv. не обнаружены нами совсем. Однако массовым развитием характеризуются *Stephanodiscus subtilis* и *Binuclearia lauterbornii* var. *lauterbornii*, которые предыдущими исследователями не указывались.

В Нижней Волге отмечено 43% видов фитопланктона, общих с Волгоградским водохранилищем. Но в водохранилище наблюдается несколько иное соотношение отдельных групп водорослей. Процент сине-зеленых водорослей здесь выше, а диатомовых и зеленых ниже, чем в реке (см. таблицу).

В верхней зоне водохранилища видовой состав фитопланктона значительно богаче, чем в нижней его зоне. Синезеленые водоросли в поверхностном слое водохранилища развиваются в конце лета более интенсивно, чем в реке, и дают значительные вспышки в средней и нижней зонах, т. е. в районах с наименьшей скоростью течения и интенсивным прогревом воды (Шило, 1965).

Однако многие доминанты водохранилища и Нижней Волги остаются общими в отдельных сезонах, как например *Melosira granulata* var. *granulata*, *M. italica* var. *italica*, *M. varians*. *Cyclotella meneghiniana*, *Stephanodiscus astraea f. astraea*, *St. binderanus*. *St. hantzschii*, а также *Anabaena flos-aquae* f. *flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* f. *aeruginosa* (Климова, 1964; Шило, 1965). В то же время доминирующие в вышележащем водохранилище *Melosira ambigua* и *Cyclotella kuetzingiana* в Волге встречаются лишь в небольшом количестве, а волжские доминанты — *Melosira islandica* subsp. *helvetica* и *Binuclearia lauterbornii* var. *lauterbornii* не развиваются в массе в Волгоградском водохранилище.

Таким образом, зарегулирование стока Волги у Волгограда в большей степени отразилось на составе фитопланктона в образовавшемся водохранилище, где значительно возросло количество синезеленых водорослей, и в меньшей степени в Нижней Волге, где вследствие значительной проточности сохранился реофильный характер фитопланктона.

---

[1] Зыков (1906), Лебедев (1909), Сергеева и др. (1909), Дубровин и др. (1910—1912), Эльдарова-Сергеева (1913), Чугунов (1920), Ивлев (1940), Зиновьев (1947), Кисилев (1948), Горбунов (1955, 1958, 1961, 1963, 1965), Горбунов и др. (1965), Ивлев и Мухаревская (1965).

[2] Шевченко (1962), Климова (1964, 1966), Шило (1965).

[3] Волошко (1967, 1968а, б, 1969 и материалы данной статьи).

ЛИТЕРАТУРА

Барсукова Л. А. (1967). Биогенный сток Волги в 1963—1964 гг. Тр. КаспНИРХ, XXIII. — Волошко Л. Н. (1967). Фитопланктон реки Волги и основных рукавов ее дельты. В сб.: XVII научн. конф. (рефераты докладов и сообщений), Астрыбвтуз. — Волошко Л. Н. (1968а). Фитопланктон дельты Волги в 1967 г. В сб.: XIX науч. конф. (рефераты докладов и сообщений), Астрыбвтуз. — Волошко Л. Н. (1968б). Фитопланктон Нижней Волги после создания Волгоградского водохранилища. В сб.: Первая конференция по изучению водоемов бассейна Волги (тезисы докладов). Тольятти. — Волошко Л. Н. (1969). Фитопланктон Нижней Волги и некоторых основных рукавов ее дельты. Гидробиолог. журн., V, 2. — Горбунов К. В. (1955). Динамика обрастаний на полях дельты Волги. Тр. Всесоюз. гидробиолог. общ., VI. — Горбунов К. В. (1958). Первичное звено пищевой цепи в низовьях дельты Волги. Тр. Астраханск. гос. заповедн., 4. — Горбунов К. В. (1961). Сезонные фазы развития микробной жизни водоемов низовьев дельты Волги. В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск. — Горбунов К. В. (1963). Динамика развития микробиологических процессов в водоемах низовьев дельты Волги. Тр. Всесоюзн. гидробиолог. общ., 13. — Горбунов К. В. (1965). О распределении синезеленых водорослей в низовьях дельты Волги. В кн.: Экология и физиология синезеленых водорослей. — Горбунов К. В., А. Ф. Коблицкая, А. А. Косова. (1965). Значение авандельты Волги для воспроизводства полупроходных рыб. Тр. Астраханск. гос. заповедн., 10. — Дубровин В., А. Каминский и П. Пешуров. (1910—1912). Материалы к фитопланктону устьев Волги. Бот. зап., издаваемые при СПб. унив., XXVIII. — Зиновьев А. Ф. (1947). Планктон полоев и ильменей дельты Волги и его кормовое значение для молоди промысловых рыб. Тр. Волго-Касп. научн. рыбохоз. ст., IX, 1. — Ивлев В. С. (1940). Материалы к характеристике водоемов Астраханского заповедника. Тр. Астраханск. гос. заповедн., 3. — Ивлев В. С. и М. И. Мухаревская. (1965). Гидрохимическая характеристика и особенности распределения планктона авандельты реки Волги. Тр. Астраханск. гос. заповедн., 10. — Киселев И. А. (1948). К вопросу о качественном и количественном составе фитопланктона водохранилища на Волге. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, VIII, 3. — Климова А. К. (1964). Фитопланктон Волгоградского водохранилища в первые годы после зарегулирования стока. Научн. докл. высш. школы, Биолог. науки, 1. — Климова А. К. (1966). Сезонная динамика группового состава и численности фитопланктона Волгоградского водохранилища в первые годы после его заполнения. Научн. докл. высш. школы, Биолог. науки, 1. — Кузьмин Г. В., И. В. Макарова, Л. Н. Волошко. (1970). О нахождении в Волге малоизвестной диатомовой водоросли *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl. Гидробиолог. журн., VI, 3. — Лебедев Н. Н. (1909). Наблюдения над планктоном дельты р. Волги летом 1907 г. Тр. Астраханск. ихтиолог. лабор., I, 1. — Потоцкая И. В., О. Г. Кафтанникова. (1962). Изменения в планктоне Волги в районе Волгограда в связи с постройкой ГЭС имени XXII съезда КПСС. Вопросы экологии, V. — Сергеева М. Х., Н. Н. Лебедев и С. А. Митропольский. (1909). Список организмов, найденных Ихтиологической лабораторией в дельте р. Волги. Тр. Астраханск. ихтиолог. лабор., 1, 1. — Стройкина В. Г. (1962). О распределении синезеленых водорослей в нижней части Волжского каскада водохранилищ. Бюлл. Инст. биологии водохранилищ АН СССР, 12. — Стройкина В. Г. (1963). Некоторые замечания о причинах заболевания сазана Cyprinus carpio L. в дельте Волги. Вопросы ихтиологии, III, 1/26. — Чугунов Н. А. (1920). К вопросу о «цветении» воды — появление «зелени». Астраханск. рыболовство, 14—16. — Шевченко А. Д. (1962). Состав и распределение синезеленых водорослей в Волге до и после зарегулирования стока. В сб.: Синезеленые водоросли и их роль во внутренних водоемах СССР. Киев. — Шило И. Н. (1965). Фитопланктон Волгоградского водохранилища в 1963—1964 гг. Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, VIII. — Эльдарова-Сергеева М. Х. (1913). Фитопланктон дельты реки Волги за 1909 г. Тр. Астраханск. ихтиолог. лабор., II, 7. — Zykoff W. (1906). Bemerkung über das Plankton des Wolga-deltas. Zool. Anz., XXIX, 12/13.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 III 1971).

УДК 582.34 : 577.4 : 582.03.036

Т. А. Антропова

ТЕМПЕРАТУРНАЯ АДАПТАЦИЯ КЛЕТОК МХА *MNIUM AFFINE* BLAND.[1]

С 2 рисунками

T. A. ANTROPOVA. TEMPERATURE ADAPTATION OF THE *MNIUM AFFINE* BLAND. MOSS CELLS

У листостебельного мха *Mnium affine* Bland. обнаружено, что теплоустойчивость клеток листьев не меняется в экспериментальных и природных условиях при изменениях температуры, лежащих в пределах биокинетической зоны, т. е. мох не способен к температурной настройке.

При повышении температуры за пределы биокинетической зоны происходит подъем теплоустойчивости клеток — тепловая закалка. Наибольший подъем теплоустойчивости — на 2.8° — наблюдался после трехчасового закаливания листьев при температуре 42°. Подъем теплоустойчивости у закаленных теплом листьев сопровождается повышением устойчивости их клеток к высокому гидростатическому давлению. У закаленных листьев не меняется устойчивость клеток к краткосрочному действию низких температур. Закаленное состояние обратимо. Закаленные листья, выдержанные несколько дней при комнатной температуре, снижают теплоустойчивость своих клеток до уровня теплоустойчивости контрольных.

Было показано, что у водорослей изменение температуры содержания приводит к изменению тепло- и холодоустойчивости их клеток. Наблюдающиеся сдвиги устойчивости соответствуют направлению изменения температуры среды как при экспериментальных воздействиях, так и при естественных колебаниях температуры воды (Лютова, Фельдман, 1960; Feldman, Lutova, 1963; Лукницкая, 1963, 1964; Лютова и др., 1964, 1968; Schölm, 1968). Уровень теплоустойчивости довольно быстро изменяется вслед за изменением температуры среды (Лукницкая, 1964). Такая температурная настройка наблюдается, кроме водорослей, также у простейших и инфузорий (Суханова, 1968).

В противоположность водорослям, цветковые растения имеют теплоустойчивость клеток, в широкой степени не зависящую от температуры среды при ее колебаниях в пределах биокинетической зоны (Александров, Фельдман, 1958; Александров, 1963; Alexandrov, 1964; Лютова, Завадская, 1966; Шухтина, 1965). Однако при воздействии температур, выходящих за пределы биокинетического интервала, как в природе, так и в эксперименте наблюдается реактивное повышение теплоустойчивости клеток растений — тепловая закалка (Александров, 1956; Александров, Язкулыев, 1961; Язкулыев, 1970). Повышение теплоустойчивости закаленных растений сопровождается ростом устойчивости клеток к ряду повреждающих агентов: к высокому гидростатическому давлению, к спирту, уксусной кислоте, к роданистому калию, азиду натрия (см. Alexandrov и др., 1970).

Кроме цветковых растений, способность к закалке обнаружена у миксомицетов, дрожжей, ржавчинных грибов (Ломагин, Антропова, 1968; Логинова, 1960; Yarwood, 1967). В то же время у миксомицетов не удалось обнаружить способности к температурной настройке при содержании их в течение 9 суток при температурах 8, 16, 20 и 25° (Ломагин, Антропова, 1968).

Представляется важным выяснить, на каких этапах эволюционного развития растениями была утрачена способность к настройке.

В настоящей работе объектом исследования был выбран листостебельный мох *Mnium affine* Bland. С высшими растениями группу мхов сближают такие признаки, как наличие архегония, сложное морфологическое строение спорангия, наличие элементов водопроводящей системы.

---

[1] Точное название мха — *Mnium affine* Bland. ex Funck. Поскольку статья посвящена вопросам физиологии и экологии, мы используем сокращенное название — *Mnium affine* Bland.

Наряду с этим мхи обладают рядом признаков низших растений. Так, фотосинтезирующее поколение мхов представлено гаметофитом (гаплоидное поколение). С низшими их сближает также отсутствие четкого тканевого расчленения. Мохообразные считаются потомками первых наземных растений (Тахтаджан, 1956; Жуковский, 1964).

Задачей нашей работы было выяснить, каким образом мхи приспосабливаются к изменению температурного фактора в экспериментальных условиях, происходит ли у них сдвиг температурной устойчивости по типу настройки или они способны изменять свою устойчивость только в ответ на действие супероптимальной температуры, т. е. закаляться, как это имеет место у клеток цветковых растений.

Материал и методика

Для опытов использовали закончившие рост листья, срезанные со средней части вегетативного побега *Mnium affine* Bland. О повреждении судили по способности клеток к плазмолизу. В качестве плазмолитика использован был 1.2—1.5 М раствор глицерина. Объекты микроскопировались через 5—10 минут после помещения в плазмолитик. Первоначальные опыты с KNO_3 в качестве плазмолитика показали, что он дает заниженные величины теплоустойчивости, что, по-видимому, связано с дополнительным повреждающим действием азотнокислого калия.

Для определения устойчивости в опытном и контрольном вариантах брали листья, срезанные с одного и того же растения, так как предварительные измерения показали, что клетки листьев одного побега различаются по теплоустойчивости не более, чем на 0.5°, а у клеток листьев, взятых с разных растений, различия в теплоустойчивости могут достигать 2.5°.

Ввиду малочисленности листьев на одном побеге опыты ставились на их половинках. Для определения теплоустойчивости листья разрезали вдоль средней жилки и половинки помещали в маленький мешочек из полиэтиленовой пленки. Половинки листьев прогревали в течение 5 минут в водном термостате; интервал между последующими прогревами равнялся 0.5°. Мерой теплоустойчивости служила температура, после действия которой плазмолиз отмечался лишь в 10—15 клетках половинки листа (при общем количестве их, равном 1500—2000).

Для определения холодоустойчивости мы использовали полупроводниковый микрохолодильник ТЛМ-1-3 (см. Александров и др., 1959). Половинки листьев обсушивали, насаживали на тонкую иглу и помещали на 5 минут в охлажденное до заданной температуры силиконовое масло. В этих опытах температура охлаждения в последовательных опытах различалась на 0.7—1.0°. Мерой холодоустойчивости служила температура, после действия которой в половинке листа еще насчитывалось 10—15 способных к плазмолизу клеток.

Устойчивость к высокому гидростатическому давлению определяли с помощью гидравлического пресса ПГЛ-5 (см. Александров, Фельдман, 1958). Каждое последующее давление отличалось от предыдущего на 100 атмосфер. Во время 5-минутного действия давления половинки листьев находились в пробирке с водопроводной водой в канале толстостенного стального цилиндра. Затем половинки листьев извлекали из пробирки и помещали в чашечки с водой на 1 час при комнатной температуре. В клетках, поврежденных высоким гидростатическим давлением, происходит отделение от стенок и округление коагулированной протоплазмы — травматический плазмолиз. Мерой устойчивости считали давление, после действия которого в половинке листа насчитывается менее 10 клеток с травматическим плазмолизом.

Эти же половинки листьев, в которых травматический плазмолиз был отмечен лишь в нескольких клетках, переносили в 1.5 М глицерин и через 5—10 минут определяли количество клеток, способных к плазмолизу в плазмолитике. Плазмолизированные клетки в гипертоническом растворе отличаются от клеток с травматическим плазмолизом гладкими контурами вогнутого или выпуклого мениска и наличием нитей Хехта, а также способностью к деплазмолизу после замены плазмолитика водой. Вторым показателем устойчивости протоплазмы клеток мха к высокому гидростатическому давлению мы считали то давление, после действия которого в половинке листа насчитывается 10—15 клеток, способных к плазмолизу в глицерине.

Для длительных экспозиций во время закалок листья, срезанные с веточек, заворачивали в фильтровальную бумагу и помещали на 3 часа во влажную камеру водного термостата. Контрольные листья выдерживали в таких же гильзах из фильтровальной бумаги во влажной камере при комнатной температуре. Несколько опытов с длительным воздействием температуры было поставлено на веточках, свободно лежащих во влажной камере.

Полученные данные обрабатывали статистически с помощью критерия Стьюдента. При построении кривой зависимости величины закалки от закаляющей температуры были использованы элементы регрессионного анализа (Плохинский, 1961).

Результаты исследования

Чтобы установить, способны ли клетки *Mnium affine* изменять теплоустойчивость при изменениях температуры среды, не выходящих за пределы биокинетического интервала, мы помещали веточки с листьями на трое суток в чашки Петри при температурах 20—22° и 3—4°, обеспечивая им аэрацию. Теплоустойчивость определяли перед помещением веточек в термостат, а после трехсуточного выдерживания при определенной температуре с тех же веточек срезали листья для повторного определения теплоустойчивости. Как следует из данных табл. 1, трехсуточное выдерживание веточек при резко различающихся температурах не изменяет теплоустойчивости их клеток.

ТАБЛИЦА 1

Влияние трехсуточного выдерживания не отделенных от стебля листьев *Mnium affine* при различной температуре на теплоустойчивость клеток

Число определений	Температура содержания листьев (в °С)	Теплоустойчивость (в °С)	
		клеток листьев до начала опыта	клеток листьев после трехсуточного выдерживания
12	20—22	54.9	55.2
12	3—4	55.0	55.0

ТАБЛИЦА 2

Теплоустойчивость клеток свежесобранных листьев *Mnium affine* в зависимости от температуры воздуха в момент взятия пробы (август и сентябрь)

Число определений	Температура воздуха (в °С)	Теплоустойчивость клеток (в °С)
30	3—9	55.2
48	10—17	54.6
48	18—20	54.4

Сходный результат дали наблюдения за теплоустойчивостью клеток мха в естественных условиях. Мы обнаружили, что в летние и осенние месяцы, вплоть до наступления заморозков, естественные колебания теплоустойчивости происходили вне связи с изменениями температуры воздуха, и более высокой температуре воздуха не соответствовала более высокая теплоустойчивость (табл. 2). Так как средние цифры величин теплоустойчивости получены при большом количестве измерений, мы вправе считать, что в природе не наблюдается настройки теплоустойчивости мха на окружающую температуру. Каппен на папоротниках также не наблюдал соответствия уровня теплоустойчивости температуре среды ни в естественных условиях, ни в эксперименте (Kappen, 1964).

Мы изучали также способность клеток мха к тепловому закаливанию. Срезанные с веточек листья выдерживали при повышенной температуре во влажной бумажной гильзе. Контрольные листья то же время (3 часа) находились в гильзах при комнатной температуре. На рис. 1 показана зависимость увеличения теплоустойчивости клеток мха от предварительного трехчасового содержания при повышенной температуре. Достоверное повышение теплоустойчивости клеток закалявшихся растений по сравнению с контролем наблюдается после воздействия температур, превышающих 34°. Максимальный подъем теплоустойчивости, равный в среднем 2.8°, происходит после воздействия температуры 42°; действие более высоких температур вызывает уменьшение величины закалки, а после нагрева при 48° растения погибают. Если закаливанию подвергались не отделенные от стебля листья, то и в этом случае мы наблюдали повышение теплоустойчивости клеток закалявшихся растений на 2.1° по сравнению с контролем (закаливание в течение трех часов при 42°; среднее из 12 опытов).

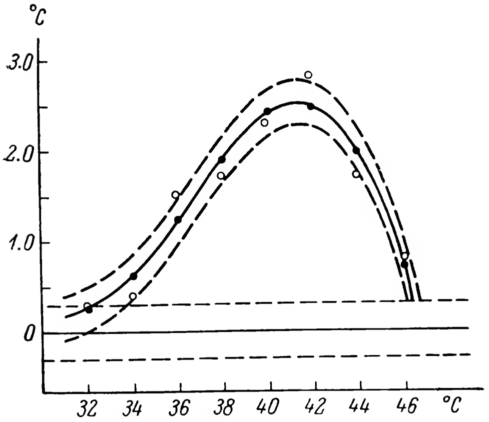


Рис. 1. Зависимость величины закалки клеток листьев *Mnium affine* Bland. от температуры закаливания.

По оси абсцисс — температуры трехчасового закаливания; *по оси ординат* — разность температур 5-минутного прогрева, подавляющего плазмолиз у закаленных и контрольных клеток; *пунктирными линиями*, параллельными оси абсцисс, отмечены доверительные границы теплоустойчивости в контроле.

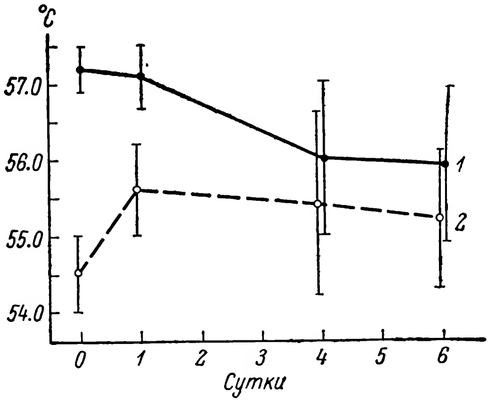


Рис. 2. Изменение теплоустойчивости клеток закаленных и контрольных листьев *Mnium affine* Bland. при комнатной температуре через различные сроки после закалки.

1 — теплоустойчивость закаленных клеток; *2* — теплоустойчивость контрольных клеток. *По оси абсцисс* — время, прошедшее после закалки; *по оси ординат* — теплоустойчивость клеток в °С.

При срезании листьев мха со стебля у контроля при комнатной температуре происходит в течение первых суток некоторое повышение теплоустойчивости порядка одного градуса. Это явление было описано и на клетках листьев цветковых растений (Александров, Фельдман, 1958; Завадская, Денько, 1966). Результаты, полученные в наших опытах с закаливанием, нельзя приписать влиянию температуры на спонтанное повышение теплоустойчивости клеток, которое наблюдается после отделения листьев мха от стебля, как из-за кратковременности процесса закаливания, так и из-за величины эффекта. Против этого толкования говорят опыты с закаливанием не отделенных от стебля листьев. В этих опытах каждая веточка делилась пополам: одна половина служила контролем, другая подвергалась закалке во влажной камере. Таким образом, подобно высшим растениям, и у мха наблюдается реактивное повышение теплоустойчивости в ответ на действие супероптимальной температуры.

Для того чтобы выяснить, сопровождается ли повышение теплоустойчивости в результате теплового закаливания увеличением устойчивости клеток и к другим повреждающим агентам, мы определяли устойчивость к высокому гидростатическому давлению. В этих опытах были использованы изолированные листья, закаленные в течение трех часов при температуре 39° (как мы убедились ранее, такое воздействие приводит к повышению теплоустойчивости на 1.6—2.4°). Из табл. 3 видно, что как появление клеток с травматическим плазмолизом, так и подавление способности к плазмолизу в 1.5 М глицерине у клеток закаленных листьев происходит при значительно более высоком давлении, чем у контрольных. Таким образом, после тепловой закалки повышается устойчивость клеток как к высокой температуре, так и к высокому гидростатическому давлению.

ТАБЛИЦА 3

Влияние теплового закаливания листьев *Mnium affine* при температуре 39° в течение трех часов на устойчивость клеток к 5-минутному действию высокого гидростатического давления

Критерий устойчивости	Число определений	Величина высокого гидростатического давления (в атм.)		Разность в устойчивости закаленных и контрольных клеток (в атм.)	Вероятность случайности различий P
		закаленные	контрольные		
Появление клеток с травматическим плазмолизом . .	12	1310	630	680	<0.001
Подавление способности к плазмолизу в 1.5 М глицерине	12	1620	940	680	<0.001

ТАБЛИЦА 4

Влияние теплового закаливания при температуре 42° в течение трех часов на тепло- и холодоустойчивость клеток листьев *Mnium affine*

Устойчивость	Число определений	Устойчивость клеток (в °C)		Разность в устойчивости закаленных и контрольных клеток (в °C)	Вероятность случайности различий P
		закаленных	контрольных		
Теплоустойчивость .	24	56.7	54.3	2.4	<0.001
Холодоустойчивость	12	—16.0	—16.1	0.1	>0.5

В близких по времени проведения опытах определялась тепло- и холодоустойчивость клеток мха. Опыты показали, что в то время как трехчасовое закаливание листьев при 42° привело к увеличению теплоустойчивости клеток на 2.4°, холодоустойчивость их осталась без изменений (табл. 4). Этот факт находится в согласии с данными, полученными на цветковых растениях (Александров, 1963).

Характерным свойством закаленного состояния является то, что после возвращения растений в обычные для них условия (от супероптимальной температуры к физиологически нормальной) происходит снижение теплоустойчивости клеток до уровня контроля, т. е. закалка утрачивается (Александров, Фельдман, 1958; Шухтина, 1962). В этом отношении мох не является исключением. Мы проследили изменение теплоустойчивости клеток закаленных и контрольных листьев через различные сроки после закалки (рис. 2). Оказалось, что теплоустойчивость клеток закаленных листьев не меняется через сутки выдерживания при комнатной температуре. Через 4 суток теплоустойчивость закаленных испытывает значительное снижение и разница с теплоустойчивостью клеток контрольных листьев становится недостоверной. В дальнейшем, через 6 суток, теплоустойчивость закаленных клеток не изменяется. В контроле за первые сутки происходит подъем теплоустойчивости на один градус, и этот новый повышенный уровень остается неизменным в течение всего срока наблюдения.

Все вышеизложенное служит доказательством того, что *Mnium affine* может повышать свою теплоустойчивость лишь в зоне супероптимальных температур, т. е. способен к тепловой закалке, и не изменяет теплоустойчивость в физиологическом интервале температур, т. е. не способен к настройке. Листостебельные зеленые мхи, к которым принадлежит и *Mnium affine*, являются наиболее высоко организованными среди мохообразных. Проведенная работа дает нам основание считать, что у исследованного мха реакция на изменение температуры среды в экспериментальных условиях сходна с таковой у цветковых растений.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. журн., 41, 7 : 939—961. — Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, экспер. бот., 16 : 234—280. — Александров В. Я., М. И. Лютова, Н. Л. Фельдман. (1959). Сезонные изменения устойчивости растительных клеток к действию различных агентов. Цитология, 1, 6 : 672—691. — Александров В. Я., Н. Л. Фельдман. (1958). Исследование реактивного повышения устойчивости клеток при действии нагрева. Бот. журн., 43, 2 : 194—213. — Александров В. Я., А. Язкулыев. (1961). Тепловая закалка растительных клеток в природных условиях. Цитология, 3, 6 : 702—707. — Жуковский П. М. (1964). Ботаника. — Завадская И. Г., Е. И. Денько. (1966). Влияние обезвоживания на теплоустойчивость растительных клеток. Бот. журн., 51, 5 : 696—705. — Логинова Л. Г. (1960). Физиология экспериментально полученных термофильных дрожжей. Ломагин А. Г., Т. А. Антропова. (1968). Исследование способности *Physarum polycephalum* к температурной адаптации. Цитология, 10, 9 : 1094—1104. — Лукницкая А. Ф. (1963). Влияние температуры содержания на теплоустойчивость некоторых водорослей. Цитология, 5, 2 : 135—141. — Лукницкая А. Ф. (1964). Изменение теплоустойчивости одноклеточной водоросли *Chlamydomonas eugametos* Moewus при содержании на холоду. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды : 88—95. — Лютова М. И., И. Г. Завадская. (1966). Влияние длительного содержания растений при разной температуре на теплоустойчивость клеток. Цитология, 8, 4 : 484—493. — Лютова М. И., И. Г. Завадская, А. Ф. Лукницкая, Н. Л. Фельдман. (1964). Температурная адаптация клеток морских и пресноводных водорослей. В сб.: Клетка и температура среды : 115—118. — Лютова М. И., Н. Л. Фельдман. (1960). Исследование способности к температурной адаптации у некоторых морских водорослей. Цитология, 2, 6 : 699—709. — Лютова М. И., Н. Л. Фельдман, В. П. Дробышев. (1968). Изменение температурной устойчивости клеток морских водорослей в зависимости от температурных условий среды. Цитология, 10, 12 : 1538—1545. — Плохинский Н. А. (1961). Биометрия. — Суханова К. М. (1968). Температурные адаптации у простейших. — Тахтаджан А. Л. (1956). Высшие растения, 1. — Шухтина Г. Г. (1962). Сезонные изменения теплоустойчивости клеток некоторых хибинских растений. Бот. журн., 47, 1 : 100—105. — Шухтина Г. Г. (1965). Влияние температуры среды на теплоустойчивость клеток листьев *Catalpa speciosa* Warder и некоторых других растений. Бот. журн., 50, 9 : 1310—1317. — Язкулыев А. (1970). Сезонные и суточные изменения теплоустойчивости клеток, фотосинтеза и водного дефицита листа *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. Бот. журн., 55, 7 : 938—946. — Alexandrov V. Ya. (1964). Cytophysiological and cytoecological investigations of resistance of plant cells toward the action of high and low temperature. Qaurt. rev. Biol., 39, 1 : 35—77. — Alexandrov V. Ya., A. G. Lomagin, N. L. Feldman. (1970). The responsive increase in thermostability of plant cells. Protoplasma, 69 : 417—458. — Feldman N. L., M. I. Lutova. (1963). De la thermostabilité cellulaire des algues en fonction des changements de la température du milieu. Cahiers de biol. marine, 4 : 435—458. — Kappen L. (1964). Untersuchungen über den Jahreslauf der Frost- Hitze- und Austrocknungresistenz von Sporophyten einheimischer Polypodiaceen (*Filicinae*). Flora, 155 : 123—166. — Schölm H. E. (1968). Untersuchungen zur Hitze- und Frostresistenz einheimischer Süsswasseralgen. Protoplasma, 65, 1—2 : 97—118. — Yarwood C. E. (1967). Adaptation of plants and plant pathogens to heat. In: Molecular mechanisms of temperature adaptation. Washington : 75—89.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 1 XII 1970).

УДК 582.475.2 : 581.174.1 : 621.385.833

Н. Ф. Аникушин

О РАЗВИТИИ ХЛОРОПЛАСТОВ СЕМЯДОЛЕЙ ЕЛИ *PICEA EXCELSA* LINK НА СВЕТУ И В ТЕМНОТЕ

С 2 таблицами рисунков

N. F. ANIKUSHIN. THE DEVELOPMENT OF CHLOROPLASTS IN THE COTYLEDONS OF *PICEA EXCELSA* LINK IN THE LIGHT AND IN THE DARK

В темноте в хлоропластах семядолей *Picea excelsa* идет формирование ламеллярной системы. Она связана с 1—3 проламеллярными телам. На ранних этапах развития пластиды функционируют как амилопласты, накапливая в строме большие зерна крахмала, который в дальнейшем постепенно исчезает. На свету развитие хлоропластов идет без образования проламеллярных тел.

Считается установленным, что хлоропласты развиваются из пропластид (Mullethaler a. Frey-Wyssling, 1959; Веттштейн, 1962; Генерозова, 1967, 1969).

В процессе роста внутренняя мембрана оболочек пропластиды образует складку, идущую вдоль длинной ее оси. От этой складки начинают отшнуровываться пузырьки. Установлено, что у покрытосеменных последующее развитие пластид зависит от условий их развития. Если растение находится под воздействием света большой интенсивности, пузырьки в пластидах по мере их образования объединяются в несколько тилакоидов и в дальнейшем формируется нормальная структура с гранами и межгранными ламеллами. При развитии растения в темноте пузырьки в пластиде образуют проламеллярное тело, а ламеллярная система не формируется. Это обычно связывают с тем, что в темноте не идет синтез хлорофилла, который определяет формирование ламеллярной системы. Вместе с тем у ряда древних таксонов растений обнаружена способность к синтезу хлорофилла в темноте (см., например, Burgerstein, 1900; Рубин, Николаева, 1962). Эта способность свойственна водорослям, мхам, заросткам папоротников и семядолям хвойных. Хлорофилл, образовавшийся у этих растений в темноте, не отличается спектроскопически от хлорофилла покрытосеменных.

В связи с этим представляет значительный интерес вопрос, как формируется ламеллярная система хлоропластов у растений, зеленеющих в темноте.

Веттштейн (1962), исследуя семядоли ели, сформировавшиеся в темноте, установил, что в пластидах в этих условиях идет образование целостной ламеллярной системы, которая похожа на ламеллярную систему в области гран. Он выращивал проростки ели на свету, а затем переносил их в темноту на 5 дней. При этом в каждом хлоропласте возникало много проламеллярных тел. Отсюда Веттштейн сделал вывод, что таксономической особенностью хвойных является формирование ламеллярной системы не из одного, а из большого количества проламеллярных тел. В одном хлоропласте их может быть до 100.

По данным Лауди (Laudi, 1964), исследовавшего семядоли ели, полностью сформировавшиеся в темноте, ламеллярная система хлоропласта образуется из 3—4 проламеллярных тел. В остальном образующаяся ламеллярная система была сходна с ламеллярной системой, описанной в работе Веттштейна.

Насколько нам известно, не проводилось сравнения ультраструктуры хлоропластов семядолей ели на разных этапах их развития на свету и в темноте. Неясен также вопрос о количестве проламеллярных тел, возникающих в процессе образования в темноте ламеллярной системы в хлоропластах семядолей ели.

В наших исследованиях семядоли ели *Picea excelsa* Link брались на разных этапах развития проростков, выросших на свету или в темноте. Кусочки семядолей фиксировались 3%-м глутаральдегидом на фосфатном буфете и дофиксировались 2%-м осмием, а затем, после обезвоживания спиртом и ацетоном, заливались в эпон. Ультратонкие срезы контрастировались цитратом свинца и уранилацетатом.

Развитие хлоропластов в семядолях ели на свету идет без образования проламеллярных тел. Хлоропласты со слаборазвитой ламеллярной системой окружены большим количеством митохондрий. В процессе дифференциации образуется нормальная ламеллярная система с гранами и межгранными ламеллами. Осмиофильные глобулы встречаются редко (табл. I, *1*, *2*, см. вклейку в конце журнала).

В темноте хлоропласты развиваются из пропластид, в которых уже на ранних этапах развития появляются зерна вторичного крахмала и везикулы, располагающиеся обычно около оболочки пропластиды, проламеллярные тела и первичные ламеллы. Иногда в пропластидах встречаются осмиофильные глобулы (табл. I, *3*; табл. II, *1*, см. вклейку в конце журнала).

Ламеллярная система хлоропласта развивается из 1—3 проламеллярных тел, имеющих кристаллическую или мелковезикулярную структуру. Она состоит из длинных межгранных ламелл и гранoподобных образований, состоящих из 2—4 тилакоидов. Граноподобные образования могут достигать значительной длины (табл. II, *2*, *3*). На ранних этапах развития хлоропласта зерна вторичного крахмала могут занимать почти весь ее объем, а ламеллярная система и проламеллярные тела располагаются в узком пространстве между оболочкой и крахмальными зернами. Вторичный крахмал в пластидах образуется, вероятно, за счет запасных питательных веществ эндосперма семени. Оболочка хлоропластов в этот период часто бывает извилистой, что характерно для пропластид.

В процессе развития пластиды увеличивается число ламеллярных элементов гран и межгранных ламелл. Крахмальные зерна постепенно уменьшаются в размерах.

В дифференцировавшихся клетках хлоропласты сильно удлиняются, располагаясь в узком слое цитоплазмы. Граны состоят из 5—10 тилакоидов, длина которых обычно уменьшается к периферии гран. Часто встречаются большие скопления осмиофильных глобул. Крахмальных зерен почти нет (табл. II, *4*).

Таким образом, полученные результаты показывают, что в темноте в хлоропластах семядолей ели идет формирование ламеллярной системы, что связано со способностью семядолей хвойных к синтезу хлорофилла в темноте. Это соответствует данным других авторов (Laudi, 1964; Веттштейн, 1962).

Ламеллярная система, по нашим данным, образуется из 1—3 проламеллярных тел, что соответствует данным Лауди. Вывод Веттштейна, что в процессе формирования ламеллярной системы в хлоропластах хвойных возникает до 100 проламеллярных тел, по-видимому, связан с тем, что в его опыте проростки предварительно выращивались первые 5 дней на свету и лишь затем переносились в темноту.

На ранних этапах развития проростков ели в темноте пластиды функционируют как амилопласты, накапливая в строме большие зерна вторичного крахмала. В дальнейшем крахмал постепенно исчезает, расходуясь в процессах метаболизма клетки. Развитие ламеллярной системы идет в направлении увеличения числа ламеллярных элементов. У растений, развивавшихся на свету, лучше развиты граны.

Следует отметить, что толщина мембран ламеллярной системы хлоропластов семядолей ели, сформировавшихся на свету и в темноте, одинакова. Вероятно, их четвертичные структуры также одинаковы.

ЛИТЕРАТУРА

Артари А. П. (1913). К физиологии и биохимии хламидомонад. — Булгакова З. П., П. С. Энгель. (1929). О зеленении хвойных. Изв. Инст. им. Лесгафта, 15, 1—2. — Веттштейн Д. (1962). Формирование пластидных структур.

В сб.: Структура и функции фотосинтетического аппарата.— Генерозова И. П. (1967). Закономерности формирования ультраструктуры хлоропластов в онтогенезе растений. Диссерт. М.— Генерозова И. П. (1969). Генезис хлоропластов и митохондрий в онтогенезе растений. В сб.: Хлоропласты и митохондрии.— Любименко В. Н. (1905). Об образовании хлорофилла в темноте.— Рубин Б. А., Л. Ф. Николаева. (1962). Изучение действия ингибиторов ферментов на дыхание хвойных в связи со способностью к зеленению в темноте. ДАН СССР, 144, 6.— Рубин Б. А., И. А. Чернавина и Л. Ф. Николаева. (1966). О способности некоторых растений к синтезу хлорофилла в отсутствие света. Усп. совр. биолог., 61, 1.— Camefort H. (1964). L'organisation des chloroplastes du mesophylle cotiledonaire de plants de Pin pignon (*Pinus pinea* L.) cultives a'l'obsurité. C. R. Acad. Sci. Paris, 258, 11.— Kawamatu S. (1967). Elektron microscopic observation of plastids in seedlings of *Pinus densiflora*. Bot. Mag., 80.— Laudi G. (1964). Ricerche comparate sulla morfologia e sulla fisiologia di *Larix* e di *Picea*. Giorn. Bot. Ital., 71.— Müllethaler K. a. A. Frey-Wyssling. (1959). Entwicklung und Struktur der Proplastiden. Journ. Biophys., biochem., cytol., 6.

Лесотехническая академия
им. С. М. Кирова,
Ленинград.

(Получено 21 XII 1970).

УДК 581.141+581.142] : 582.931.4 : 581.8 : 582.03.036

А. И. Лящук

АНАТОМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗАРОДЫША *FRAXINUS EXCELSIOR* L. В ПРОЦЕССЕ СТРАТИФИКАЦИИ СЕМЯН

С 6 рисунками

A. I. LIASHUK. ANATOMICAL CHANGES IN THE EMBRYO OF *FRAXINUS EXCELSIOR* L. IN THE PROCESS OF SEED STRATIFICATION

На протяжении всей стратификации у зародыша ясеня обыкновенного наблюдаются ростовые процессы, представляющие продолжение эмбрионального развития и связанные, по-видимому, с некоторой недоразвитостью его.

В начале теплого периода стратификации происходит увеличение размеров зародыша (преимущественно в длину) за счет возрастания объема клеток; к концу этого периода начинаются митозы, и зародыш достигает своей максимальной длины. В течение теплого периода стратификации формируется апекс корня и апекс побега с 2 зачаточными листьями. Во время холодной стратификации митозы продолжаются, в результате чего возникают комплексы клеток, подобные описанным у бересклета европейского и клена татарского. Однако у ясеня обыкновенного, в отличие от этих видов, комплексы содержат меньше клеток (2, реже 3—4) и последние имеют менее уплощенную форму. Тем не менее можно предположить, что одновременное растяжение клеток комплексов в конце периода стратификации способствует прорастанию семян, так же как у клена и бересклета.

Небольшие размеры зародыша в зрелом семени ясеня обыкновенного по отношению к его величине, неразвитость апексов корня и побега, а также отсутствие комплексов клеток рассматриваются как показатели его недоразвитости.

Исследования зародышей *Euonymus europaea* L. (Лодкина, 1966) и *Acer tataricum* L. (Лодкина и др., 1971) в период стратификации показали, что анатомические изменения, связанные с подготовкой к прорастанию, протекают у них по-разному. Но наряду с различиями в характере изменений в процессе стратификации и в биологии прорастания у этих видов обнаружена общая черта — наличие особых комплексов клеток. Как показали упомянутые авторы, эти комплексы играют важную роль в прорастании семян. Поэтому естественно было ожидать, что изучение анатомо-морфологических изменений зародышей покоящихся семян у растений других видов, происходящих в процессе стратификации, позволит обнаружить как черты сходства, так и различия. Представляется также возможным, что будет найдена корреляция этих изменений со степенью развитости зародыша и глубиной покоя семян. Изучение различных типов изменений зародышей у разных видов растений в процессе подготовки семян к прорастанию позволит также глубже познать процесс прорастания и приблизиться к пониманию его механизмов.

Для исследования был выбран ясень обыкновенный *Fraxinus excelsior* L., относящийся к сем. *Oleaceae*. В систематическом отношении он далек от изученных ранее объектов, но по биологии прорастания близок к бересклету европейскому. Семена его имеют глубокий физиологический покой (Николаева, 1967), для нарушения которого необходима длительная стратификация при переменной температуре (2—4 месяца при 18—20° и 3—4 месяца при 5—7°).

По данным Стейнбауера (Steinbauer, 1937) и Г. П. Белостокова (1962), плод ясеня обыкновенного (крылатка) имеет кожисто-деревянистый околоплодник, а семя — тонкую кожуру. Эндосперм хорошо развит; в центре его имеется полость, где свободно лежит зародыш, окруженный, по наблюдениям Лакона (Lakon, 1914), большим числом слоев слизистых клеток. По его мнению, эта особенность строения семени облегчает рост зародыша и его контакт с эндоспермом.

Длина зародыша и его отношение к длине семени варьируют у ясеня обыкновенного в зависимости от географического происхождения (Варасова, 1956; Николаева, 1958). По мере продвижения с севера на юг отношение длины зародыша к длине семени увеличивается, а глубина покоя уменьшается.

Объектом нашего исследования были семена, собранные в средней полосе европейской части СССР (г. Брест, сбор 1969 года), у которых зародыш занимает приблизительно 1/2 длины семени (5—6 мм).

Изучение зародыша проводилось в двух вариантах опыта: 1) в условиях нормальной стратификации семян (3 месяца при 18—20° и 4 месяца при 5—7°); 2) в условиях теплой стратификации (7 месяцев при 18—20°), которая не обеспечивает выход семян из состояния покоя. Пробы для исследования брались через каждые 2 недели. Зародыши извлекались из эндосперма и фиксировались смесью Навашина. Срезы толщиной 10—12 мк окрашивались железным гематоксилином с подкраской лихт-грюном или алциановым синим с подкраской основным фуксином.

Зародыш зрелого семени ясеня обыкновенного состоит из осевой части со слабо развитыми апексами на обоих полюсах и семядолей. Почти все клетки зародыша заполнены запасными веществами. Это главным образом жиры и запасные белки (Steinbauer, 1937; Хашес, Юрковская, 1966). Семядоли овальные, по длине почти равные гипокотилю. В пластинке семядоли имеется тяж прокамбия, из которого позже возникает центральная жилка; мезофилл не дифференцирован. Конус нарастания побега (рис. 1, *а,* см. рис. 1—5 на вклейке в конце журнала) слегка выпуклый, образован 4—5 слоями клеток и имеет 25—30 клеток в поперечнике; листовых зачатков нет. Сходный характер имеет, судя по фотографиям в работах Ц. М. Хашес, Н. С. Юрковской (1968) и Ц. М. Хашес (1971), конус нарастания у зародышей ясеня обыкновенного из Крыма, Херсонской и Харьковской областей. Бóльшую часть зародышевой оси составляет гипокотиль, корневой апекс имеет длину около 0.3 мм. Гипокотиль характеризуется крупноклетной сердцевиной, состоящей из 10—17 рядов клеток в продольном сечении. Первичная кора на продольном срезе состоит из 12—15 рядов клеток; 4—6 наружных слоев ее состоят из вытянутых по оси зародыша клеток, плотно прилегающих друг к другу, а клетки, лежащие глубже, короткие, с большими межклетниками (рис. 2). На продольных срезах межклетники имеют вид полос шириной 5—6 мк. Благодаря правильному расположению этих межклетников картина поперечного и продольного срезов гипокотиля чрезвычайно своеобразна (рис. 3).

Большинство авторов (Lakon, 1914; Fiendeis, 1917; Варасова, 1956, и др.) указывает, что рост зародыша у ясеня обыкновенного наблюдается уже в первой половине периода теплой стратификации. Наши исследования подтвердили эти данные, но показали, что характер его роста на протяжении этого периода меняется. После 10 дней пребывания семян в тепле обнаружено значительное увеличение объема клеток зародыша, что, вероятно, связано с процессом набухания. В дальнейшем, в условиях теплой стратификации, объем клеток зародыша продолжает увеличиваться и после 2 месяцев он возрастает примерно в 2 раза. При этом увеличение размеров клеток происходит во всех направлениях, что отличает его от растяжения клеток, непосредственно предшествующего прорастанию. В последнем случае в оси зародыша имеется ограниченная зона растяжения, и клетки удлиняются только в направлении оси зародыша.

В период теплой стратификации у зародыша наблюдается также мобилизация запасных питательных веществ. По данным Ц. М. Хашес, Н. С. Юрковской (1968), Ц. М. Хашес (1971), в это время происходит гидролиз жира, синтез крахмала и дисахаридов. В начале 3-го месяца теплой стратификации на протяжении всей оси зародыша начинаются митозы, и к концу этого периода формируется апекс побега с 2 зачаточными листьями (рис. 1, *б*), а в верхушке корня происходит формирование апикальной меристемы.

Если семена ясеня подвергать только теплой стратификации, то митотическая активность клеток постепенно затухает, и после 5 месяцев пребывания семян в этих условиях митозы прекращаются; при этом не происходит и дальнейшей дифференциации тканей зародыша (в частности ксилемы), заметно уменьшается расход запасных питательных веществ в зародыше.

В условиях нормальной стратификации митозы, начавшиеся в конце теплого периода стратификации, продолжаются в течение всего холодного периода ее. Число клеток по длине оси зародыша на протяжении всей стратификации увеличивается со 180—200 до 400—450, т. е. в 2—2.5 раза. В результате делений образуются группы клеток, у которых происходит задержка роста, вследствие чего они имеют уплощенную форму (рис. 4); они возникают главным образом в коровой паренхиме гипокотиля. Эти группы сходны с комплексами клеток в зародышах бересклета европейского и клена татарского, и формирование их также не связано с деятельностью апикальных меристем. Однако они отличаются от комплексов у бересклета и клена небольшим числом образующих их клеток (2, реже 3—4) и менее уплощенной формой.

Интерес представляет изменение положения ядер в клетках эпидермиса гипокотиля, причины которого недостаточно ясны. У клена татарского (Лодкина и др., 1971) в период набухания семян ядра в клетках эпидермиса смещаются и в течение некоторого времени прилегают к внутренней стенке клетки. Это явление наблюдается и в эпидермисе зародыша ясеня обыкновенного в начале теплой и в начале холодной стратификации (рис. 5).

Основные элементы проводящей системы у зародыша ясеня обыкновенного формируются в процессе стратификации. Развитие флоэмы начинается в конце теплого периода, а первые элементы протоксилемы возникают только за месяц до окончания стратификации. Они дифференцируются в основании семядолей, в верхней и средней частях гипокотиля. Семядольный след в гипокотиле зародыша после 6 месяцев стратификации представлен тяжем протоксилемы и бифуркирующим в основании каждой семядоли тяжем флоэмы, а также 2 тяжами протоксилемы и флоэмы, ответвляющимися от средней жилки семядолей (рис. 2 и 6). В верхней части гипокотиля флоэма этих ответвлений боковых жилок двух семядолей сливается в межсемядольной плоскости. Поэтому на поперечных срезах в средней и верхней частях гипокотиля имеется 6 групп протоксилемы, чередующихся с флоэмными группами. На протяжении всего гипокотиля протоксилема занимает эндархное положение, смещаясь глубже к центру в верхней части гипокотиля и в семядольном узле. Созревание сосудов протоксилемы происходит не одновременно из-за различной степени развития средней и боковых жилок семядолей. Листовые следы в течение стратификации не развиваются, что связано с довольно поздним заложением зачатков листьев (происходящим только в процессе стратификации).

В нижней части гипокотиля и в корне дифференциация в ксилемной части прокамбия отсутствует даже после начала прорастания семян. Лишь у проростка, достигшего довольно больших размеров, была выявлена сектархная структура стелы корня, что подтвердило наблюдение Г. П. Белостокова (1966).

Позднее формирование проводящих тканей говорит в пользу того, что развитие зародыша в процессе стратификации у ясеня обыкновенного, как и у бересклета европейского, является продолжением его эмбрионального развития, для которого характерно отсутствие дифференциации проводящих тканей.

Наши исследования показали, что у зародыша ясеня обыкновенного во время стратификации происходит рост, который, однако, нельзя считать процессом «предварительного прорастания», как полагает Лакон (1914). При росте всех клеток зародыша ясеня в начале теплого периода стратификации происходит увеличение их размеров во всех направлениях; этим он отличается от локализованного в определенной зоне растяжения клеток путем их удлинения, которое непосредственно предшествует прорастанию. Клеточные деления, которые возникают в конце теплого периода стратификации и продолжаются в течение ее холодного периода, происходят во всем зародыше. Это также свидетельствует не о прорастании (когда митозы сосредоточены у апекса корня), а скорее о продолжении эмбрионального развития. В результате этих делений, как уже указывалось, образуются небольшие комплексы клеток. Можно предположить, что эти комплексы способствуют прорастанию семян (Лодкина и др., 1971).

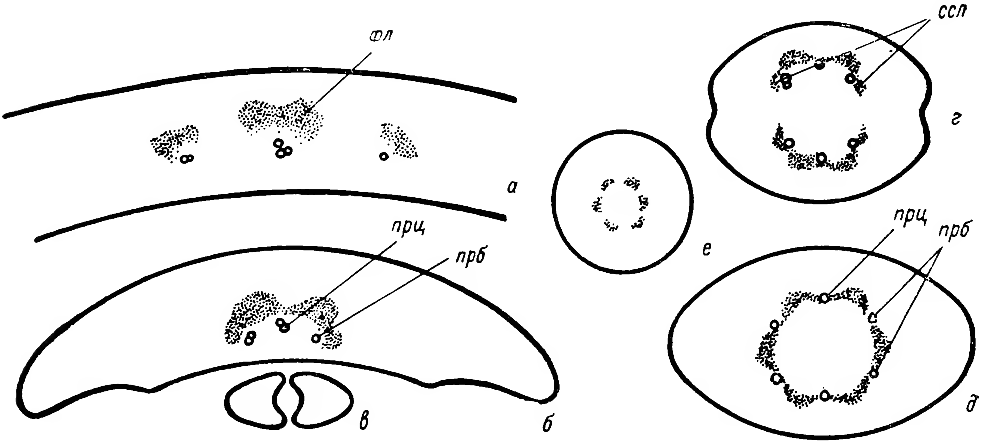


Рис. 6. Расположение проводящей системы на разных уровнях зародыша *Fraxinus excelsior* в конце стратификации.

а — поперечный срез семядоли (вторая семядоля не показана); *б* и *в* — основание семядоли и точка роста; *г* — гипокотиль на уровне семядольного узла; *д* — средняя часть гипокотиля; *е* — корень, *ссл* — семядольный след; *фл* — флоэма; *прц* — протоксилема центральной жилки; *прб* — протоксилема боковых жилок.

Строение указанных комплексов и период их формирования различны у изученных видов. У ясеня обыкновенного они выражены менее четко, чем у бересклета европейского и клена татарского, и в отличие от этих видов состоят обычно не из 4—8 клеток, а чаще из 2. Однако даже эти двуклеточные комплексы клеток с заторможенным ростом при их последующем одновременном удлинении могут создать достаточную силу, чтобы способствовать прорастанию.

Формирование комплексов клеток у клена татарского происходит в процессе созревания семян, у бересклета европейского — в период теплой стратификации, а у ясеня обыкновенного они образуются в основном на протяжении холодного периода стратификации. Ограниченное число изученных видов не позволяет еще говорить об общих закономерностях подготовки зародышей покоящихся семян к прорастанию в позднем эмбриогенезе. Это станет возможным лишь на основе более широкого сравнительного изучения анатомо-морфологических изменений зародышей семян на протяжении стратификации. Однако полученные нами данные позволяют предположить о существовании зависимости между степенью развития зародыша и временем формирования комплексов. У зародыша клена татарского, эмбриональное развитие которого завершается ко времени наступления зрелости семян, образование комплексов происходит на материнском растении. У бересклета европейского и ясеня обыкновенного, зародыши которых в зрелых семенах характеризуются небольшими размерами и слабо развитыми апексами, образование комплексов смещено на период стратификации. Отсутствие этих клеточных комплексов у зародышей зрелых семян, по-видимому, может служить дополнительным свидетельством их недоразвитости. Поэтому описанные анатомические изменения, происходящие в процессе стратификации у зародышей изученных нами видов, можно рассматривать как продолжение эмбрионального развития.

Работа выполнена под руководством М. М. Лодкиной и М. Г. Николаевой, которым автор приносит глубокую благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Белостоков Г. П. (1962). О строении семян некоторых древесных пород. Бот. журн., 47, 11. — Белостоков Г. П. (1966). Строение проводящей системы проростков лиственных древесных растений с надземным прорастанием. Бот. журн., 51, 5. — Варасова Н. Н. (1956). Особенности семян ясеня различного географического происхождения. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 11. — Лодкина М. М. (1966). Развитие зародыша бересклета европейского (*Euonymus europaea* L.) в период стратификации семян. Бот. журн., 51, 5. — Лодкина М. М., А. И. Ляшук, М. Г. Николаева. (1971). Анатомические изменения зародыша *Acer tataricum* L. при созревании и в процессе стратификации семян. (К вопросу о механизме прорастения семян). Бот. журн., 56, 3. — Николаева М. Г. (1958). Биология прорастания семян ясеня (*Fraxinus*) в связи с систематическим положением и распространением его видов. Бот. журн., 43, 5. — Николаева М. Г. (1967). Физиология глубокого покоя семян. — Хашес Ц. М. (1971). До питання про природу спокою насіння ясена звичайного (*Fraxinus excelsior* L.). Укр. бот. журн., 28, 1. — Хашес Ц. М., Н. С. Юрковская. (1966). Физиолого-биохимические изменения в семенах ясеня обыкновенного при стратификации. Рост и устойчивость растений, вып. 2, Киев. — Хашес Ц. М., Н. С. Юрковская. (1968). Биохимия покоя семян ясеня обыкновенного при стратификации. Лесоводство и агролесомелиорация, 15. — Findeis M. (1917). Über das Wachstum des Embryos in ausgesäten Samen vor der Keimung. Sitzber Kais. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Rl., Abt. 1, 126. — Lakon G. (1914). Die neuen Forschungsergebnisse auf dem Gebiete der Samenkeimung. Naturwiss., 44. — Steinbauer G. P. (1937). Dormancy and germination of Fraxinus seeds. Plant. Physiol., 12, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 5 II 1971).

УДК 581.825.1 : 581.14

Е. А. Мокеева

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ЧЕЧЕВИЧЕК У РАСТЕНИЙ

С 1 рисунком

E. A. MOKEEVA. SOME REGULARITIES OF THE LENTILS DEVELOPMENT IN PLANTS

В работе рассматриваются причины, обусловливающие образование на поверхности побегов различного типа чечевичек, а также причины их отсутствия у лиан и у некоторых крупных плодов (арбузов, тыкв и др.).

Развитие чечевичек у растений, казалось бы, процесс давно изученный и описанный. Им занимались еще в прошлом столетии. Старые изображения чечевичек (Сталь, 1873 г.; Кни, 1882 г.; Дево, 1900 г.) повторяются почти во всех современных учебниках анатомии растений и ботаники; повторяется и описание процесса их развития. Приведем для примера описание формирования чечевичек у И. П. Бородина (1938: 213—214): «Образование чечевички начинается с того, что хлорофиллоносные клетки первичной коры, лежащие под устьицем, увеличиваются в объеме, делятся и, теряя хлорофилл, превращаются в бесцветные. округлые, рыхло соединенные, характерные для чечевички выполняющие клетки. Дальнейшее размножение производится особым дугообразным деятельным слоем, который ковнутри отлагает в то же время клетки, сходные с клетками феллодермы. Вследствие размножения клеток под устьицем, кожица в этом месте разрывается и масса рыхлых клеток выступает наружу. Возникают чечевички уже на однолетней ветви, обыкновенно еще прежде образования пробковой ткани на ее поверхности. Чечевички служат исходною точкой для развития пробки». Почти теми же словами описывает развитие чечевички и В. Ф. Раздорский (1949: 341). При чтении этого описания встает ряд вопросов: почему клетки под устьицами начинают увеличиваться в объеме и делиться, почему они округляются и, теряя хлорофилл, становятся бесцветными, и отчего под ними позже возникает феллоген?

Анализируя описанные явления, тщательно изучая приводимые авторами учебников рисунки, можно представить себе процесс формирования чечевичек следующим образом. Первопричиной их возникновения на побегах надо считать появляющиеся трещины в поверхностных тканях молодых органов, еще одетых эпидермисом. Хотя эпидермис испытывает упругое натяжение, противодействующее нарастающему давлению внутренних тканей центрального цилиндра, но обычно это имеет место лишь до поры до времени. Эпидермальные клетки постепенно теряют способность к делению и растяжению и начинают в разных местах разрываться, а с ними вместе чаще всего и субэпидермальные клетки коры. Естественно, эти разрывы могут легче всего происходить в устьицах, так как в них уже имеется готовая щель. А поскольку под устьицами всегда находится воздушная полость, отодвигающая внутрь хлорофиллоносную ткань коры, трещины, проникая вглубь последней, вызывают ее повреждение.

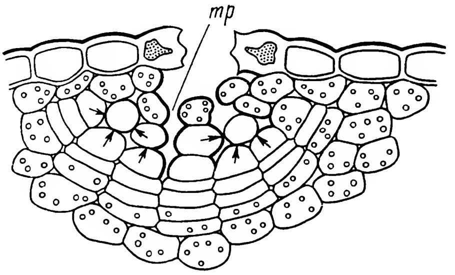
Всякое поранение любой живой ткани растения вызывает постепенное отмирание клеток, окружающих поврежденные места, они начинают выделять при этом специфический гормон или гормоны, названные Габерляндтом (1924 г.) некрогормонами, а Кюстером (1926 г.) — раневыми раздражителями.

Эти вещества стимулируют деления смежных с ними клеток коры, в результате чего возникает пробковый камбий — феллоген. Феллоген в чечевичках образуется в чашеобразном углублении (см. рисунок). Вследствие этого откладываемые им кнаружи клетки начинают испытывать трехстороннее давление, производимое смежными с ними клетками феллогена, продолжающими делиться и расти. Это давление приводит к округлению растущих клеток, образованию между ними межклетников и их увеличению, и к возникновению выполняющей ткани чечевички. Клетки ее, пропитываясь суберином и пробковея, отмирают. Ковнутри феллоген откладывает незначительное количество (2—3 ряда) живых клеток феллодермы.

Первые отмершие клетки коры под давлением глубже лежащих слоев сплющиваются в плотную массу, буреют и образуют над замыкающими клетками колпачки. С увеличением объема чечевички колпачок выходит за ее пределы, постепенно растрескивается и слущивается, обнажая округлые рыхло расположенные клетки, пропускающие воздух внутрь выполняющей ткани. Центральные клетки феллогена в чечевичке, начиная делиться, как правило, раньше остальных, образуют большую массу выполняющей ткани, благодаря чему она приобретает форму двояковыпуклой линзы — чечевицы. Таковы, по нашему мнению, онтогенез чечевичек и причины, его определяющие.

Лишь у В. Л. Комарова (1941 : 120—121) мы нашли описание начальных этапов формирования чечевичек, сходное с нашим: «Под чечевичками очень рано залагается камбий, происходящий из паренхимных клеток, окружающих воздушные полости под устьицами. Клетки его энергично делятся и скоро образуют участок особой рыхлой ткани из округлых клеток, называемой „выполняющей тканью“». Комаровым не выявлены лишь причины округления ее клеток и появления здесь феллогена, которые мы указываем.

Что процесс формирования чечевичек идет в описанном нами порядке, подтверждают некоторые не схематизированные рисунки в учебниках, например рис. 196 у Бородина (1938) и особенно рис. 100 у Имса и Мак-Даниэльса (1935). Последние два рисунка, относящиеся к побегу бузины, мы и разберем. На фигуре *А* ясно видна трещина в эпидермисе, зашедшая в кору. Она вызвала появление в коре чашеобразного слоя феллогена, который заполняет пробковеющими клетками бывшую воздушную полость устьица. Дальнейшее развитие процесса ясно видно на фигуре *В* того же рисунка, где имеются все ткани зрелой чечевички. Лишь замыкающие клетки колпачка не изображены полностью, а, может быть, они уже и слущились. Необходимо отметить, что переход от вогнутого расположения феллогена в чечевичке в выпуклое, параллельное поверхности побега, за пределами чечевички (на рисунке слева), изменяет характер продуцируемых им клеток пробки. Ряды последней становятся плотными, а клетки — квадратными или полиогональными, без межклетников; они образуют здесь типичную перидерму.



Возникновение феллогена и выполняющей ткани у трещины (*тр*) над устьичной полостью. Клетки выполняющей ткани становятся выпуклыми в результате давления материнских и смежных клеток (показано *стрелками*).

С прекращением роста древесного побега в толщину прекращается и деятельность феллогена в чечевичках; он переходит в покоящееся состояние, а следующей весной может возобновить свою деятельность. С годами у древесных пород, имеющих многолетние чечевички, феллоген благодаря возникновению более глубоких трещин постепенно увеличивает занимаемую им площадь; при этом у одних древесных пород она расширяется преимущественно в стороны (по горизонтали) так, что возникают поперечные полоски (у березы, черешни), у других пород образуются продольные полоски, у третьих форма их становится ромбовидной, например у тополя и осины (Иванов, 1931); у айланта эти ромбы, увеличиваясь с годами, встречаются и смыкаются. У основания ствола многолетнего дерева они могут формировать более или менее типичную корку с резкими гранями, образующими трапецевидные или же бесформенные контуры. На взрослом дереве айланта можно наблюдать все указанные переходы.

Таким образом, внешняя поверхность корки деревьев и кустарников часто полностью определяется многолетней деятельностью феллогена и увеличением площадей, занимаемых чечевичками.

У картофельных клубней в очень молодом возрасте, когда диаметр их достигает едва 3—4 мм, эпидермальные клетки теряют способность растягиваться и делиться. Вследствие этого появляются трещины, а на их месте чечевички и периферическая перидерма (Мокеева, 1956). Последняя может постепенно заменяться новой, а чечевички остаются, углубляясь и разрастаясь. Ко времени перехода клубня в покоящееся состояние сам феллоген в чечевичках пробковеет и тем самым плотно закупоривает их. После пробуждения посаженных в почву клубней и их набухания в них начинается деятельность камбия центрального цилиндра, который образует некоторое количество новой древесины н луба. Благодаря этому, объем клубня несколько увеличивается (Радкевич, 1949), что ведет к разрыву закупоривающей чечевички пробки. Трещины проходят глубже в феллодерму или в кору и вызывают здесь появление нового феллогена, деятельность которого протекает недолго — пока клубень продолжает расти. После этого феллоген также превращается в закупоривающую пробку, и на этом онтогенез чечевички заканчивается.

У разрезанных на части картофельных клубней плоская поверхность их срезов очень скоро покрывается сплошной перидермой, но условий для появления на этой поверхности трещин нет, поэтому здесь и не образуются чечевички.

У некоторых древесных пород вместо чечевичек вырастают высокие пробковые щитки, которые описаны Раздорским (1949 : 335), однако он не называет их чечевичками. Но его рис. 261 показывает, что эти щитки несомненно суть своеобразные чечевички. Ровные плотные ряды их пробковых клеток продуцируются почти прямым, а не вогнутым слоем феллогена. Причины возникновения подобных образований пока неясны. У бересклета европейского, изображаемого Раздорским, такие очаги пробки не стимулируют разрастание феллогена в стороны от чечевичек; однолетний побег остается покрытым эпидермисом, под которым залегает колленхима коры. В то же время Раздорский отмечает быстрый рост побегов бересклета в толщину. Такие же щитки мы наблюдали у карагача *Ulmus campestris* var. *suberosa*, однако они попадаются лишь изредка на некоторых ветвях и производят впечатление каких-то патологических образований. И на бересклете европейском они, по-видимому, не часты, так как их далеко не всегда можно обнаружить.

Не только у побегов, корней и клубней различных растений, но и у плодов эпидермальные клетки могут сохранять в течение всего периода их развития способность делиться и растягиваться, или же на каком-то этапе онтогенеза они это свойство утрачивают. Среди них начинают появляться разрывы, приводящие к образованию участков пробки. Так, поверхность зрелых плодов арбузов и столовых тыкв даже при их очень большом объеме остается гладкой и одетой лишь эпидермисом; в то же время у некоторых видов и сортов дынь поверхность изборождена многочисленными пробковыми трещинами, образующими более или менее густую сеть. По ее выполненности и густоте знатоки судят о зрелости даже сладости плода.

Эпидермис тех или иных молодых органов не всегда бывает однородным; возможно, это одна из причин, определяющих дальнейшую судьбу его клеток.

Наконец, мы попытались подойти теоретически к вопросу — почему у древесных лиан — винограда, вьющейся жимолости, ломоноса и других — чечевички на побегах, по данным ряда исследователей, не образуются. У лиан происходит очень быстрое вытягивание междоузлий однолетних побегов — длинных и тонких. Диаметр последних сохраняется почти одинаковым по всей длине побега. Такой характер роста, вероятно, связан с более длительным сохранением способности к делению у клеток периферических тканей побега; поэтому в них и не образуется трещин, ведущих к образованию чечевичек.

С. Ш. Шамбетов (1958), изучавший развитие перидермы у многих деревьев и кустарников, считает, что она может возникать не только при образовании чечевичек, но и от иных причин. Однако он не указывает эти причины, а лишь отмечает места ее возможного первоначального возникновения: ребра стеблей, сердцевинные лучи, клетки, расположенные под волосками, а также «любые участки образовательного слоя, где транспирационные процессы идут более интенсивно». Здесь не ясно, о каких «любых участках образовательного слоя» идет речь. Вообще же, возможно, что транспирация на освещаемых солнцем сторонах побегов бывает более сильной, чем на теневых; возможно также, что эпидермальные и нижележащие коровые клетки на этих сторонах побегов раньше стареют и теряют способность к делению и растяжению, поэтому они скорее всего подвергаются разрывам, ведущим к образованию чечевичек и поверхностной пробки.

Заканчивая анализ развития чечевички, следует подчеркнуть, что причины их образования в некоторых случаях еще не вполне ясны.

ЛИТЕРАТУРА

Бородин И. П. (1938). Курс анатомии растений. — Иванов Л. А. (1931). Анатомия растений. — Имс А. и Л. Мак-Даниэльс. (1935). Введение в анатомию растений.— Комаров В. Л. (1941). Практический курс анатомии растений. — Кренке Н. П. (1950). Регенерация растений. — Мокеева Е. А. (1956). Пробкообразование у картофельного клубня в связи с развитием его с ранениями, практикуемыми при пробуждении покоящихся клубней. Бот. журн., 10. 1. — Радкевич О. Н. (1947). О теоретических основах анатомии проводящего аппарата растений. Вестн. ЛГУ, 2. — Радкевич О. Н. (1949). О дифференциации проводящих элементов в маточном клубне картофеля. Тр. Лен. общ. естествоиспыт., XIX. 3. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. —Шамбетов С. Ш. (1958). Вторичные структурные изменения в коре годичных побегов древесных растений. Автореф. канд. диссерт. БИН, Л.

г. Ташкент. (Получено 2 XII 1970).

УДК 582.594.2 : 581.44 : 581.1

М. Н. Тихонова

О РАЗВИТИИ ПОБЕГОВ У *BLETILLA STRIATA* (THUNB.) REICHB. F. И *CALANTHE VESTITA* LINDL. VAR. *REGNIERI* (REICHB. F.) VEITCH.

С 3 рисунками

M. N. TIKHONOVA. ON THE DEVELOPMENT OF SPROUTS IN *BLETILLA STRIATA* (THUNB.) REICHB. F. AND *CALANTHE VESTITA* LINDL. VAR. *REGNIERI* (REICHB. F.) VEITCH.

В статье изложены результаты изучения побегообразования у двух видов наземных орхидей в условиях оранжерей. Приводятся данные о строении и развитии побегов с момента их заложения. На основе морфологического анализа уточнена терминология, касающаяся специализированных побегов данных видов. *Bletilla striata* характеризуется как корневищное растение, а *Calanthe vestita* var. *regnieri* — как растение с надземными клубнями, образующимися в результате разрастания одного из междоузлий в средней части годичного побега.

Настоящая работа является продолжением наших исследований морфогенеза орхидей (Тихонова, 1970). В этой статье излагаются результаты изучения побегообразования у двух видов наземных орхидей: *Bletilla striata* (Thunb.) Reichb. f. из субтропических районов Японии и Китая и *Calanthe vestita* Lindl. var. *regnieri* (Reichb. f.) Veitch. из Южного Вьетнама.

Побегообразование у Орхидных, особенно у тропических и субтропических видов, изучено недостаточно. В литературе мы нашли лишь краткую характеристику побегов исследованных нами видов. Такие характеристики, как правило, сопровождают систематическое описание любого вида орхидей. *Bletilla striata* рассматривается как клубневое растение (Williams, 1894) или растение с округлой клубневидной подземной ложной луковицей (Hawkes, 1965; Ohwi, 1965), с несколькими складчатыми опадающими листьями и прямым цветоносом, возникающим из середины развивающегося побега; *Calanthe vestita* var. *regnieri* характеризуется как растение с высокими яйцевидно-коническими, заметно угловатыми, серебристо-зелеными ложными луковицами, с широкими складчатыми копьевидными опадающими листьями и изогнутым цветоносом (Ames, 1923; Hawkes, 1965). Подобные характеристики являются поверхностными и показывают необходимость более подробного морфологического изучения этих растений.

Исследование морфогенеза побегов этих орхидей проводилось в течение ряда лет в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Фенологические наблюдения, а также препарирование и изучение под бинокулярной лупой МБС-1 почек и побегов в различные календарные сроки позволили проследить ход их формирования у данных видов.

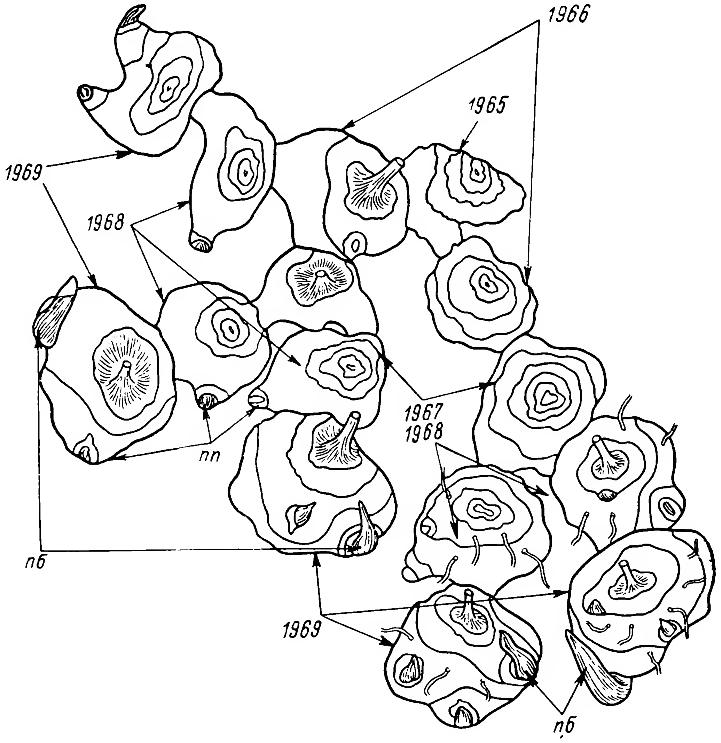


Рис. 1. Корневище *Bletilla striata*.

пб — молодые побеги 1970 г., начинающие развиваться; *пп* — покоящиеся почки; *стрелками* обозначены годичные приросты разных лет.

Bletilla striata — многолетнее растение с разветвленным подземным корневищем. Годичные приросты корневища имеют вид овальных плоских клубней, разделенных перетяжками, которые образованы 2—3 первыми междоузлиями каждого годичного побега (рис. 1). По характеру ветвления корневище *B. striata* относится к симподиальному типу, так как конус нарастания побега дифференцируется в соцветие или, при отсутствии благоприятных для формирования соцветия условий, верхушка побега отмирает, а новый побег в следующем году развивается из боковой почки корневища.

Годичный побег *B. striata* сохраняет листья лишь в год своего развития из почки возобновления. В это время он представлен подземным стеблем, несущим чешуевидные низовые и ассимилирующие листья, а также цветонос. Листья и цветонос образуют надземную часть побега.

Рассмотрим более подробно строение побега *B. striata*, проследив ход его годичного развития (рис. 2). Ко времени начала роста нового побега материнский побег *B. striata* представлен лишь корневищной частью — клубневидным приростом корневища предыдущего года, верхушка которого закрыта основаниями сухих листьев, а остальная часть несет лишь рубцы низовых листьев. Основную часть этого участка корневища составляют 3 его средние, сильно разросшиеся междоузлия, которые несут придаточные корни, расположенные кольцеобразно. Почки образуются в пазухах всех листьев корневища, за исключением трех первых. К этому времени в них бывает заложено от 2 до 9 зачаточных листьев. Три самые нижние почки корневищной части материнского побега, расположенные на сильно разросшихся междоузлиях, значительно крупнее других его почек и содержат наибольшее число зачаточных листьев. Кажущееся внепазушное положение этих почек вызвано смещением их за счет интеркалярного роста в период разрастания междоузлий. Именно они у *B. striata* функционируют как почки возобновления. В октябре—ноябре одна из них или, довольно часто, две начинают развиваться в новые побеги, в то время как другие почки остаются в состоянии покоя.

Развитие нового побега из почки возобновления начинается с заложения в конусе нарастания его репродуктивной части. В это же время происходит рост ранее заложенных в почке зачаточных листьев, а в пазухах нижних листьев побега появляются зачатки первых боковых почек. Растущий побег разрывает кроющую чешую почки, и начинается его внепочечное развитие. Таким образом, в почке протекает лишь начальная стадия формирования репродуктивной части побега, дальнейшая же дифференциация и рост ее происходят одновременно с ростом всего побега.

В период роста побег несет 8—9 листьев. Первые 4 листа — чешуевидные низовые листья, представляющие собой замкнутые влагалища. Остальные листья — ассимилирующие, они состоят из сильно развитого замкнутого влагалища и сравнительно тонкой складчатой пластинки.

Первый период внепочечного развития побега продолжается с октября—ноября по март—апрель. Он характеризуется сравнительно медленным ростом стебля и быстрым ростом листьев, влагалища которых окружают быстро растущий тонкий цветонос.

B. striata в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР цветет с декабря по март. Репродуктивная часть побега представлена прямостоячим тонким цветоносом, в средней части которого, закрытой окружающими его влагалищами листьев, находится один маленький чешуевидный лист, а в верхней части расположено обычно 5—11 цветков в пазухах прицветников, опадающих ко времени раскрывания цветков. Продолжительность цветения одного побега — около 2 недель.

После окончания цветения — в марте—апреле — начинается быстрое разрастание междоузлий стебля и образование на них придаточных корней. Интересно, что в период усиленного роста подземной части стебля, главным образом трех средних междоузлий, процесс разрастания распространяется и на базальную часть почек возобновления, соответствующую 1—2 первым междоузлиям побега будущего года. В результате этого почка оказывается сидящей на бугорке, на котором нередко в это же время развиваются и придаточные корни. В этом случае 1 или 2 первые чешуи почки разрываются и засыхают, а кроющей становится следующая чешуя.

Рост и вегетация *B. striata* продолжаются до июля. В июле листья побегов начинают отмирать; к середине августа они отмирают полностью. Наступает период покоя, который продолжается до октября—ноября.

Утратив зеленые листья, разросшаяся, заполненная питательными веществами подземная часть побега *B. striata* становится новым звеном ее многолетнего корневища и продолжает затем существовать в течение нескольких лет. По нашим наблюдениям, в условиях оранжерей такие годичные приросты корневищ *B. striata* сохраняют жизнеспособность до 5—7 лет. Остающиеся в резерве почки корневища нередко после продолжительных периодов покоя развиваются в побеги, обуслов-

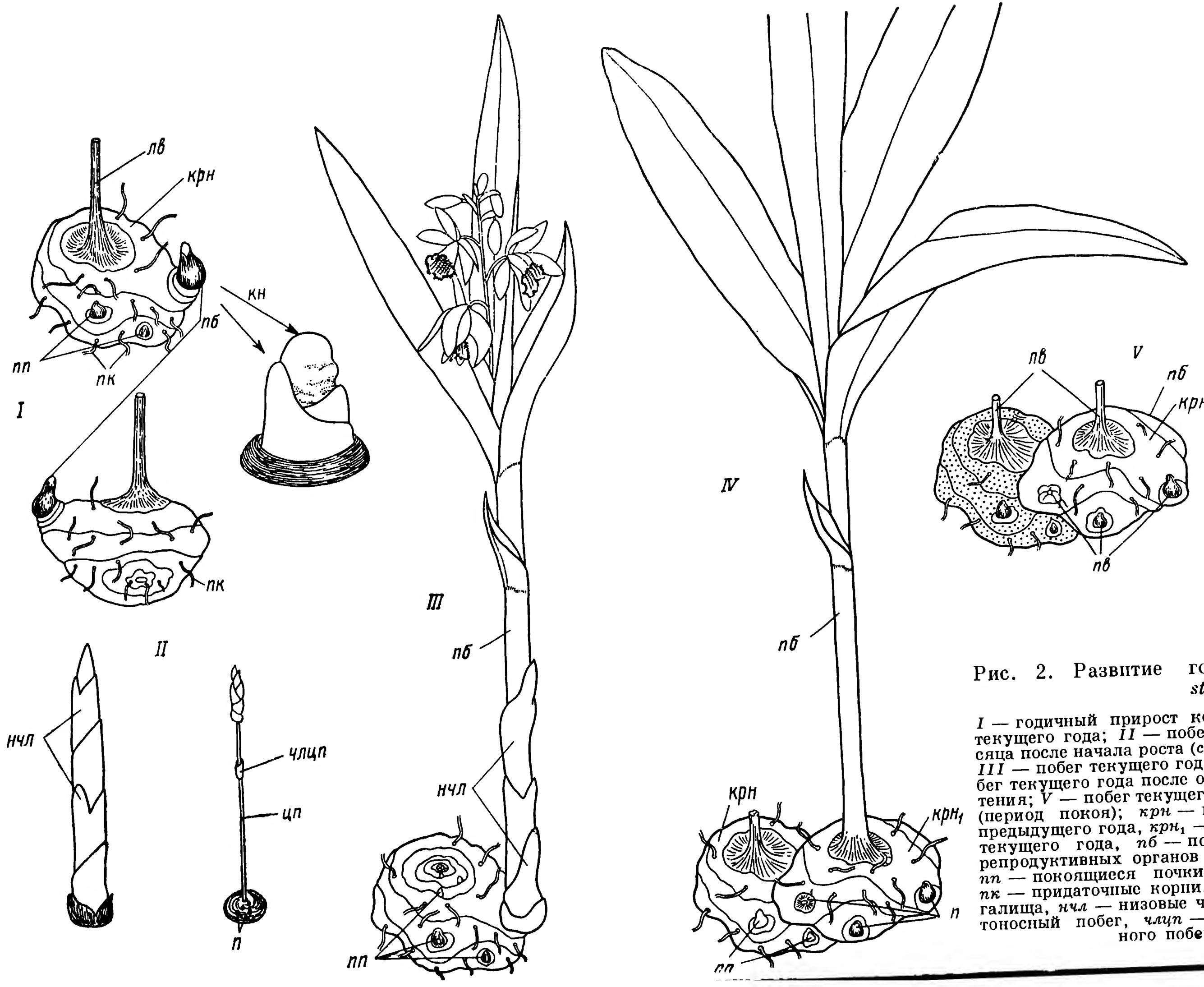


Рис. 2. Развитие годичного побега *Bletilla striata*.

I — годичный прирост корневища с молодым побегом текущего года; *II* — побег текущего года через 1.5 месяца после начала роста (*справа* с удаленными листьями); *III* — побег текущего года во время цветения; *IV* — побег текущего года после окончания периода роста и цветения; *V* — побег текущего года после отмирания листьев (период покоя); *крн* — годичный прирост корневища предыдущего года, *крн*$_1$ — годичный прирост корневища текущего года, *пб* — побег, *кн* — начало заложения репродуктивных органов на конусе нарастания побега, *пп* — покоящиеся почки, *пв* — почки возобновления, *пк* — придаточные корни, *лв* — засохшие листовые влагалища, *нчл* — низовые чешуевидные листья, *цп* — цветоносный побег, *члцп* — чешуевидный лист цветоносного побега, *п* — почки.

ливая дополнительно ветвление корневища. Постепенное отмирание старых частей корневищ вызывает обособление отдельных его ветвей, что в природных условиях приводит, вероятно, к образованию колоний растений.

Calanthe vestita var. *regnieri,* как и *B. striata,* является симподиально ветвящейся орхидеей, годичные побеги которой сохраняют листья в течение одного вегетационного периода (рис. 3). У этой орхидеи имеется дифференциация побегов на вегетативные и цветоносные; последние развиваются из боковой почки вегетативного побега текущего года.

В период роста вегетативный побег представлен укороченным надземным стеблем, несущим чешуевидные низовые и ассимилирующие листья. К концу периода роста побега в результате сильного разрастания междоузлия над первым ассимилирующим листом часть побега превращается в довольно крупный — до 11 см высоты и 6 см в диаметре — ребристый зеленый надземный клубень — специализированный орган накопления запасных питательных веществ и воды. В это же время нижняя укороченная часть стебля, расположенная на уровне поверхности субстрата, с придаточными корнями и подсыхающими чешуевидными низовыми листьями, превращается в короткое, 1—1.5 см длины, корневище, соединяющее материнский и дочерний клубни.

Чешуевидных листьев на побегах, как правило, бывает 6, ассимилирующих — 4—6. Ассимилирующие листья состоят из замкнутого влагалища и довольно тонкой складчатой пластинки, между которыми хорошо заметно сочленение. Особенно сильно развито замкнутое влагалище у первого ассимилирующего листа. Пленчатое влагалище этого листа охватывает все сильно разросшееся междоузлие, образующее клубень, и так плотно прилегает к последнему, что его не удается отделить (влагалище этого листа, целиком охватывающее клубень, придает ему сероватый цвет). Только в одном месте у основания оно не прилегает к клубню; здесь, в углублении на клубне, расположена почка. Эта почка обычно несколько смещается из пазухи листа вверх вследствие интеркалярного роста междоузлия. У всех растений, находившихся под наблюдением, эта почка развивалась в цветоносный побег.

Почки закладываются в пазухах всех листьев побега, за исключением первого и второго чешуевидных листьев. Наиболее крупными являются почки, расположенные на корневищной части побега, у основания клубня, в пазухах четырех верхних чешуевидных листьев. Ко времени окончания роста побега в почках бывает заложено 6—9 зачаточных листьев. Почки, расположенные на верхушке клубня в пазухах верхних ассимилирующих листьев, значительно меньших размеров и содержат лишь 2—4 зачаточных листа.

Почкой возобновления, как правило, становится самая крупная почка, расположенная в пазухе верхнего чешуевидного листа. В конце января—в феврале она (а у сильных побегов часто и вторая почка, расположенная ниже) начинает развиваться в новый побег, в то время как другие почки побега остаются резервными. С наступлением периода роста начинают увеличиваться в размерах заложенные в почке чешуевидные и ассимилирующие листья побега, происходит также заложение и рост новых ассимилирующих листьев. В этот же период в пазухах нижних листьев побега (кроме двух первых) начинают формироваться и первые боковые почки.

Рост побегов продолжается до конца сентября—середины октября. Первыми в акропетальной последовательности заканчивают рост чешуевидные низовые листья побегов, последними — ассимилирующие листья.

Следует отметить, что первый период роста побега, продолжающийся до июля—августа, характеризуется преимущественным ростом листьев и сравнительно медленным увеличением в размерах его стеблевой части. В конце июня—в июле начинается быстрое разрастание междоузлий побегов, образующих клубни, которое продолжается до конца сентября—середины октября. С завершением роста клубня вегетативный

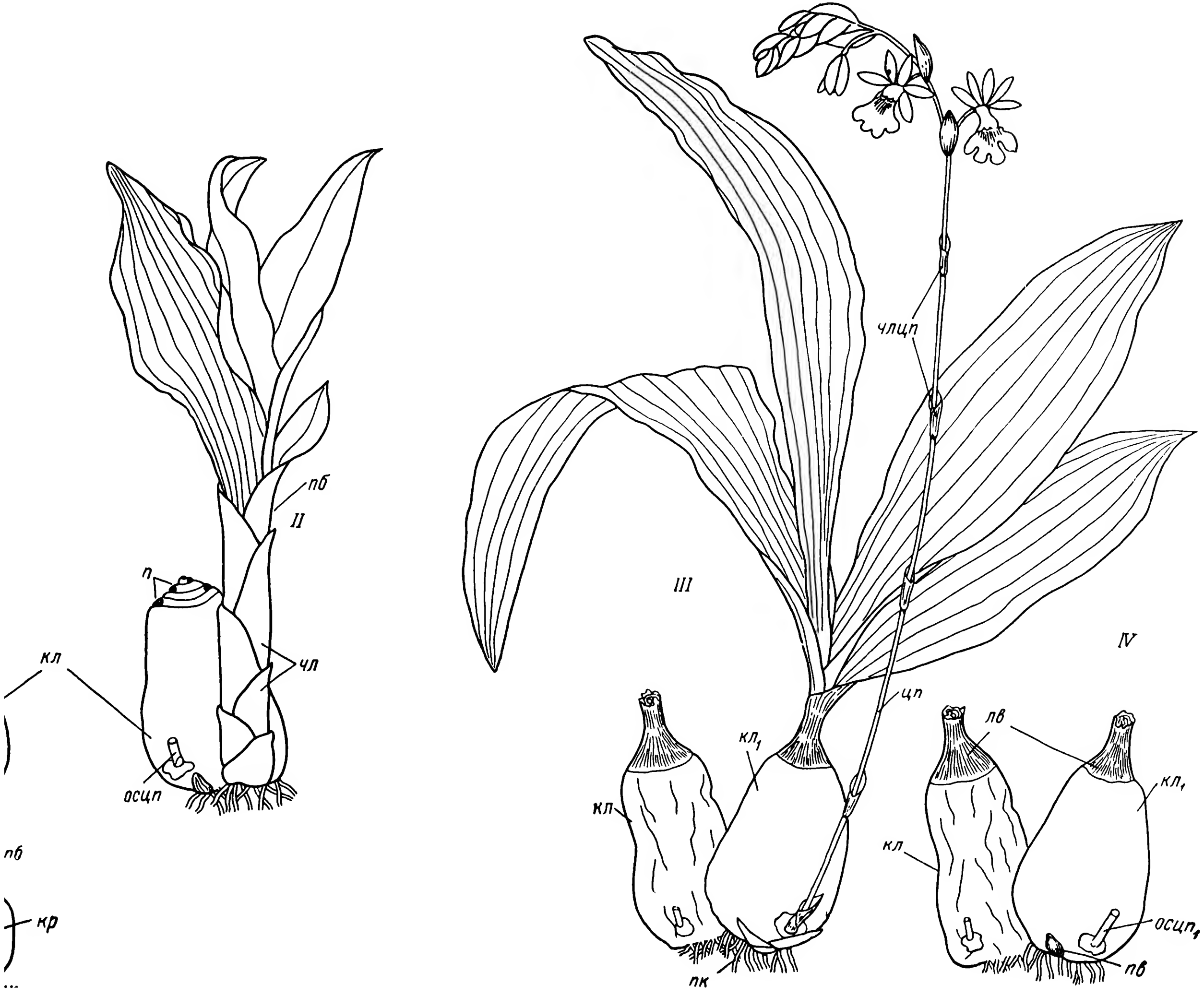


Рис. 3. Развитие побега *Calanthe vestita* var. *regnieri*.

I — клубень предыдущего года с молодым побегом текущего года (*ниже* — вид его со стороны корневища); *II* — вегетативный побег текущего года через 3 месяца после начала роста (*слева* клубень предыдущего года со снятыми с верхушки засохшими листовыми влагалищами); *III* — вегетативный и цветоносный побеги; *IV* — вегетативный побег текущего года после отмирания листьев (период покоя); *кл* — клубень предыдущего года, $кл_1$ — клубень текущего года, *кр* — корневище, *пп* — покоящиеся почки, *пк* — придаточные корни, *осцп* — остаток цветоносного побега предыдущего года, $осцп_1$ — остаток цветоносного побега текущего года, *лв* — засохшие листовые влагалища, *пб* — побег, *п* — почки, *чл* — низовые чешуевидные листья, *цп* — цветоносный побег, *члцп* — чешуевидные листья цветоносного побега, *пв* — почка возобновления.

побег заканчивает свое формирование. Во второй половине октября заканчивается и вегетация побегов. В это время пластинки ассимилирующих листьев начинают желтеть и опадать, отделяясь в местах сочленения их с влагалищами. «Листопад» заканчивается в конце ноября—начале декабря; на побегах остаются лишь сухие чешуевидные листья и подсыхающие к этому времени влагалища ассимилирующих листьев, которые защищают расположенные у их основания почки. Почки побега в это время вступают в состояние покоя, из которого лишь некоторые из них выходят с наступлением следующего периода роста.

Иначе ведет себя почка, расположенная в пазухе первого ассимилирующего листа. В июле—августе, когда молодой побег продолжает еще свое развитие, из конуса нарастания этой почки после заложения, как правило, шестого или седьмого зачаточного листа начинает формироваться соцветие. Затем развивающийся цветоносный побег прорывает основание кроющего влагалища и продолжает свой дальнейший рост и дифференциацию. Цветение обычно наступает в конце октября—в ноябре и продолжается до января. В отдельные годы из-за неблагоприятных условий формирование цветоносных побегов задерживается, и цветение начинается лишь в декабре—январе. В последнем случае цветоносные побеги бывают слабые, с меньшим количеством цветков.

Цветоносные побеги *C. vestita* var. *regnieri* достигают 80 см длины. Они покрыты 6—7 чешуевидными листьями и несут на своей изогнутой верхней части до 30 цветков, расположенных в пазухах прицветников.

Случается, что в оранжерейных условиях не все растения *C. vestita* var. *regnieri* цветут. Если при отсутствии благоприятных условий цветоносные побеги у некоторых растений не формируются, то почки, обычно развивающиеся в цветоносные побеги, как и другие почки побегов, вступают в состояние покоя и в дальнейшем, как правило, остаются резервными.

В обычных условиях резервные почки развиваются в побеги чаще всего при повреждении основных почек возобновления; при этом могут пробудиться не только почки, расположенные на корневище, но и почки на верхушке клубня. Побеги, развивающиеся из почек, расположенных на верхушке клубня, отличаются от побегов, развивающихся из почек возобновления на корневище, меньшими размерами формирующегося клубня и меньшим числом листьев. Они подняты над субстратом на высоту материнского клубня и, таким образом, подобны «воздушным побегам» или «деткам» других орхидей (*Dendrobium* Sw., *Thunia* Reichb. f.). Их, вероятно, можно рассматривать как специализированные органы вегетативного размножения.

В культуре пробуждение резервных почек вызывается разделением однолетних и двулетних побегов. Благодаря этому на двулетних побегах начинает развиваться в побеги часть резервных почек (без разделения побегов почки остаются в покое). Трехлетний побег с этой целью обычно использовать не удается, так как клубень его, израсходовав на образование новых побегов большую часть своих запасов, сильно сморщивается, а почки, оставшиеся резервными, теряют жизнеспособность. Второй прием, увеличивающий коэффициент размножения, заключается в делении клубня в поперечном направлении; после этого новые побеги развиваются как из почек, расположенных на корневище, так и из почек на верхушке клубня.

Наши исследования *B. striata* и *C. vestita* var. *regnieri* показали, что для обоих видов характерно наличие специализированных побегов. До сих пор существует разнобой в терминологии, используемой для обозначения специализированных побегов орхидей. Разные авторы называют их по-разному: луковица (bulb), ложная луковица (pseudobulb), воздушный клубень (luftknolle), надземный клубень, туберидий.[1]

---

[1] В отечественной литературе распространены термины бульба и псевдобульба, которые возникли, по-видимому, в результате вольного перевода терминов bulb и pseudobulb.

Причиной такого обилия терминов является не столько разнообразие природы этих образований, сколько недостаточная изученность строения вегетативных органов различных орхидей; разные авторы нередко по-разному называют однотипные образования и одинаково — образования, морфологически неоднородные. Наиболее распространенным является довольно неопределенный и нуждающийся в уточнении термин ложная луковица (pseudobulb).

Морфологический анализ побегов описываемых видов показал, что подземная клубневидная «ложная луковица» *B. striata* является клубневидным годичным приростом корневища этого растения, а «ложная луковица» *C. vestita* var. *regnieri* — надземным клубнем, образующимся в результате разрастания одного из междоузлий в средней части побега.

Возникновение у данных видов наземных орхидей специализированных утолщенных побегов — вместилищ питательных веществ и воды, можно рассматривать как результат влияния засушливого периода, характерного для областей, где встречаются эти виды. При сравнении побегов данных видов обращает на себя внимание и тот факт, что у тропической *C. vestita* var. *regnieri* специализированный утолщенный побег является надземным образованием, а находящееся в его основании короткое корневище с почками возобновления расположено на уровне поверхности субстрата; между тем у субтропической *B. striata* утолщенное корневище, несущее почки возобновления, погружено в почву, а на поверхность выходят лишь листья и почти безлистный цветоносный побег. Эта особенность в строении побега *B. striata* возникла, вероятно, не только под влиянием засушливых условий, но и в связи с похолоданием климата.

Следует отметить также, что, как показали наблюдения, у данных видов орхидей под влиянием неблагоприятных условий выработался не только определенный тип строения побегов, но и определенный ритм их развития; его характерной особенностью является строгое чередование периодов роста и покоя.

ЛИТЕРАТУРА

Тихонова М. Н. (1970). Строение и формирование побегов у некоторых видов тропических орхидей рода *Coelogyne* Lindl. Бот. журн., 55, 3. — Ames O. (1923). *Calanthe vestita Regnerii* nativ of Cochin-China. In: Addisonia, 8. — Hawkes A. (1965). Encyclopaedia of cultivated orchids. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan. — Williams B. (1894). The orchid-grower's manual.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 I 1971).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 002.01 : [581.47+581.48] : 582.736 (477)

Н. М. Дудик, Э. М. Кондратюк. Атлас плодів і насіння бобових природної флори УРСР. Изд. «Наукова думка», Киев, 1970, 214 стр. Цена 2 р. 4 к. (**Н. М. Дудик, Е. Н. Кондратюк.** Атлас плодов и семян бобовых природной флоры УССР).

M. I. KOTOV, *N. M. DUDIN, E. N. KONDRATIUK.* THE ATLAS OF FRUITS AND SEEDS OF LEGUMINOSAE FROM THE NATURAL FLORA OF THE UKRAINIAN S. S. R.

Атлас создан в Центральном республиканском ботаническом саду АН УССР. Он прекрасно оформлен, напечатан на хорошей бумаге. В нем имеются очень хорошие рисунки 198 видов. Дана краткая морфологическая характеристика плодов и семян. Их морфологические особенности авторы изучали с помощью стереоскопического микроскопа МБС-I. На рисунках показаны общий вид плода, его продольный и поперечный срезы, вид семян сбоку. Плоды и семена измерены в трех плоскостях с помощью штангенциркуля и микроскопа. Авторы собирали плоды и семена в природе, а также получали их из других ботанических садов и различных организаций. Были использованы коллекция плодов и семян Центрального республиканского ботанического сада АН УССР, гербарий Института ботаники АН УССР и коллекции Московского университета.

К большому сожалению, авторы не указывают при рисунках, кем и когда собрано то или иное растение, не отмечены также условия его произрастания в местах сбора. К сожалению, в «Атласе» приведены не все дикорастущие виды Бобовых флоры УССР. В «Определителе растений УССР» («Визначнику рослин України», 1965) Е. Д. Висюлина, автор обработки сем. *Leguminosae* приводит для УССР 283 вида, из них 20 с примечаниями, что они требуют дальнейшего изучения.

«Атлас плодов и семян бобовых природной флоры УССР» издается впервые. Он является хорошим дополнением к «Флоре УССР» и «Определителю растений УССР». Многие плоды и семена дикорастущих видов Бобовых флоры УССР публикуются впервые, особенно, редких и эндемичных видов. В частности, на приведенных рисунках видно, что критические виды *Cytisus borysthenicus* Kotov, *Medicago kotovii*, *Wissjulina* и *Astragalus ucrainica* Popov et Klokov хорошо отличаются от близких к ним видов.

«Атлас» представляет очень ценный справочник не только для ботаников, но и для высших и средних учебных учреждений, а также для агрономов и лесоводов. Но, к сожалению, тираж его очень маленький — 2000 экземпляров, особенно, если принять во внимание, что он опубликован на трех языках — украинском, русском и английском.

М. И. Котов.

Институт ботаники
Академии наук УССР,
г. Киев.

(Получено 4 IX 1970).

УДК 002.01 : 582.5/.9 (083.71)

B. Hansen and **K. Rahn.** Determination of Angiosperm families by means of a punched-card system. Dansk. Bot. Arkiv, Bd. 26, № 1. Kobenhavn, 1969. Pp. 45 (text) + 172 cards. (**Б. Хансен** и **К. Ран.** Определение семейств покрытосеменных с помощью перфокарт, 1969)

A. K. SKVORTSOV. *B. HANSEN* AND *K. RAHN.* DETERMINATION OF ANGIOSPERM FAMILIES BY MEANS OF A PUNCHED-CARD SYSTEM. (1969)

Хотя в последние годы интерес к политомическим и перфокартным методам определения растений неуклонно возрастал, до сих пор интерес этот оставался довольно-таки платоническим: к идее относились одобрительно все (или почти все), но практически осуществить ее пыталить лишь очень немногие ботаники (у нас особенно Б. Е. Балковский), да и то только на довольно узких группах или в каких-либо очень специальных аспектах. Чтобы занять серьезное и прочное положение в ботанической литературе, политомический метод должен был стать основой какого-либо труда, имеющего достаточно широкое значение. И вот, кажется, такой момент наступил.

Авторы рецензируемого труда расписали на перфокарты признаки семейств, указываемые в сводках Энглера и Гетчинсона (Engler u. Prantl, Natürliche, Pflanzenfamilien, 1. u. 2. Aufl.; Englers Syllabus, 12 Aufl., 1964; Hutchinson, Families..., 2 ed., 1959; Genera..., vols. 1—2); отчасти использованы некоторые другие крупные сводки. Всего отобрано 172 признака (точнее, варианта проявления признаков). Семейства взяты в объеме, принятом у Гетчинсона — всего 411 семейств. Примеры признаков: Чашелистики свободные. — Чашелистики спайные. — Лепестков 2. — Лепестков 3. — Лепестков 4. — Лепестков 5. — Пыльники экстрорзные. — Пыльники интрорзные. — Семена с эндоспермом. — Семена без эндосперма. — Зародыш прямой... и т. д.

При перфокартных методах карта чаще всего соответствует объекту, а характеристики объекта кодируются перфорациями или вырезками по периферии карты. Хансен и Ран приняли другую схему — так называемых суперпозиционных карт; у них карта соответствует одному признаку, а перфорации на ней — семействам, обладающим данным признаком. Признаки напечатаны в заголовках карт, а все остальное поле карты занято номерами семейств. Номера тех семейств, в которых встречается указанный в заголовке признак, пробиты отверстиями. Определяющий перебирает карты в любой последовательности и, читая заголовки, откладывает те, которые соответствуют признакам определяемого растения. Набрав таким образом некоторое количество карт, определяющий складывает их ровной стопкой и смотрит на просвет: какие номера семейств пробиты насквозь во всей стопке. Если исследованы все признаки (или во всяком случае достаточный их набор), пробитым насквозь будет только один номер. Если же все признаки на материале исследовать не удалось, то сквозных отверстий может оказаться несколько — следовательно, точно семейство не определено, но все же круг возможных ответов сильно сужен.

Обычный дихотомический ключ для определения 411 семейств должен был бы содержать не менее 410 ступеней. Перфокартный ключ с семействами в заголовках карт также должен был бы содержать не менее 411 карт с обозначением на каждой из них всех 172 признаков. Словесное изложение такого числа признаков на карте сделало бы либо карту слишком громоздкой, либо текст неудобочитаемым; если же признаки на перфокарте словесно не излагать, а зашифровать цифрами, это очень осложнило бы пользование картами и увеличило возможность ошибок. Хансену и Рану удалось избежать подобных неудобств: в их схеме число карт сокращено с 411 до 172; никакой зашифровки признаков нет; прочтение и оценка признаков предельно облегчены. Правда, за все эти достоинства пришлось заплатить отказом от механической сортировки карт; в схеме Хансена и Рана карты можно отбирать только вручную. Но при сравнительно небольшом числе карт этот недостаток не так уж важен.

Текстовая часть труда содержит наставление для пользования картами, перечень признаков (причем многие признаки пояснены словесно или графически) и указатели для нахождения названия семейства по номеру или, наоборот, номера по названию. Хотя за основу приняты семейства Гетчинсона, в указателях приведены в качестве синонимии также и семейства, принятые у Энглера или Бентама и Хукера.

Я попробовал проверить рецензируемый определитель на нескольких примерах. Почти во всех случаях определение удалось легко и просто. Но вот, например, принадлежность рода *Epilobium* определить не удалось: у него, как известно, чашелистики в основании спаянные, на картах же для сем. *Onagraceae* предусмотрены только свободные чашелистики. Зато принадлежность рода *Circaea* определилась с помощью всего каких-нибудь десятка карт. При определении *Lonicera* очень долго не закрывалось также и отверстие сем. *Rubiaceae* (хотя в системе Гетчинсона *Caprifoliaceae* отстоят от *Rubiaceae* довольно далеко!).

Структура определителя позволяет вносить в него некоторые исправления и дополнения, а именно: если какой-либо из 172 признаков будет найден в семействе, для которого он перфокартой не предусмотрен (как например в приведенном выше случае спайность чашелистиков для *Onagraceae*), следует на этой карте пробить соответствующий номер. Можно также добавлять новые признаки сверх 172 (однако, к сожалению, чистых резервных карт для этого не приложено). Разумеется, чтобы от такого добавления была ощутимая польза, надо наличие или отсутствие добавляемого признака проверить для достаточно большого числа семейств (хотя, конечно, не обязательно для всех). Однако никакое изменение объема семейств не может быть внесено в определитель без переделки всех карт заново.

Известно, что при построении определительных таблиц полиморфные по своим признакам таксоны приходится помещать повторно на разных разветвлениях ключа. Поэтому узкое понимание таксонов для составителя ключа удобнее. Соответственно и в перфокартной схеме Хансена и Рана: чем у́же понимается семейство, тем меньше количество карт, на которых должен быть пробит его номер; тем самым сокращается оперирование излишней информацией (своего рода «информационный шум»). Именно поэтому, конечно, авторы рецензируемого сочинения остановились на системе Гетчинсона с ее очень дробным пониманием семейств.

Вероятно, при пользовании определителем Хансена и Рана в нем обнаружится еще немало недостатков и недоработок, незаметных при первом ознакомлении. Но каковы бы ни оказались эти недостатки, надо признать, что авторы проделали весьма интересную и полезную работу. Конечно, вряд ли можно думать, что перфокартные ключи вытеснят привычные для нас дихотомические. Политомический принцип определения, обладая своими преимуществами, имеет и недостатки. Несомненно, однако, что создание политомических ключей расширяет методические возможности, дает новые подходы к задаче определения растений; в некоторых случаях политомические ключи могут оказаться и более эффективными, чем дихотомические. Поэтому, приветствуя появление труда Хансена и Рана, позволительно выразить надежду, что этот труд будет стимулировать создание политомических текстовых и перфокартных ключей и для более ограниченных групп таксонов, как например для семейств флоры СССР и т. п.

А. К. Скворцов.

Московский
государственный университет.

(Получено 12 I 1971).

УДК 002.01 : 581.46 : 581.5

Hans Kugler. Blütenökologie. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, 1970, 2 Auflage, 345 s., mit 347 Abb. (**Ганс Куглер.** Экология цветка, 1970).

E. S. TERIOKHIN AND V. F. SHAMURIN. *HANS KUGLER.* ANTHECOLOGY (1970)

После пятнадцатилетнего перерыва вышло в свет второе, переработанное издание книги Г. Куглера «Экология цветка».

В первом издании книги Куглер (1955),[1] представитель известной школы Карла Фриша, исходя из критически пересмотренных классических взглядов на биологию цветка, подытожил достижения нового, экспериментального этапа в изучении взаимоотношений между цветками и насекомыми.

Новое издание дополнено также результатами исследований последних лет в области опыления с помощью ранее малоизученных «необычных» опылителей (летучих мышей), новыми данными о роли пахучих веществ (аттрактантов) в привлечении животных и исследованиями ультрафиолетовых наводящих «узоров» на цветках.

Книга состоит из девяти основных неравнозначных по объему разделов. По сравнению с первым изданием введен один новый, небольшой по объему, но интересный раздел, посвященный эволюции способов опыления. Второе издание отличается от первого также некоторой перестановкой разделов и небольших глав, что обеспечило более логичное и последовательное изложение материала. Например, во втором издании раздел «Строение цветков» предваряет раздел «Опыление», что вполне оправдано, так как без знакомства со строением цветков читателю труднее воспринимать материал о различных типах опыления.

В очень кратком введении автор говорит о целесообразности замены бытовавшего ранее термина «биология цветка» (Blütenbiologie) более точным понятием «экологии цветка» (Blütenökologie).

Геккелевское понятие «экология», означающее взаимоотношения живых организмов друг с другом и с окружающей живой и неживой средой, более правильно отражает сущность проблемы, нежели введенное Гексли понятие «биология», характеризующее всю область наук, изучающих живые существа. Необходимо отметить, что в отечественной литературе последнего времени термин «экология цветка», также находит все большее распространение.

Во втором также весьма кратком разделе излагается краткая история науки об опылении растений. Куглер отмечает три основных периода в развитии этой науки: додарвиновский, отмеченный именами Камерариуса, Кельрейтера и Шпренгеля; дарвиновский, связанный с именами самого Дарвина, Дельпино, Гильдебрандта, Ф. Мюллера, Г. Мюллера, Лева, Кнута, Кирхнера и других исследователей, и третий, экспериментальный период, начатый в 20-е годы со стороны зоологии К. Фришем и со стороны ботаники — Ф. Кноллем.

В третьем разделе (стр. 3—32) описываются основные особенности устройства цветков в связи с функцией опыления (строение и взаимное расположение андроцея и гинецея, разновременность их созревания, симметрия и асимметрия в расположении органов цветка, свойства пыльцы, распределение полов и т. д.). В этом же разделе изложены краткие сведения по длительности жизни цветков и суточному ритму цветения. Эти последние аспекты экологии цветка, широко изучающиеся в нашей стране А. Н. Пономаревым и его учениками, к сожалению, не нашли должного отражения в книге; отчасти это понятно, так как интересы Куглера как исследователя заключены в области взаимоотношений между цветками и животными. В конце раздела проведено разделение цветков по их форме на 11 основных типов: радиальные одиночные (диско-чашевидные, воронковидные, колокольчиковидные, трубковидные, трубчатые с дисковидным раструбом), дорзивентральные одиночные (губовидные, мотыльковидные) и цветкоподобные соцветия (корзинковидные, поршневидные, щетко-кистевидные).

---

[1] H. Kugler, «Einführung in die Blütenökologie», Jena, 1955.

Небольшой четвертый раздел содержит пояснения основных терминов, касающихся опыления: идиогамии (самоопыление в пределах одной особи), включающей автогамию (самоопыление внутри одного цветка) и гейтоногамию (самоопыление между цветками одной особи); ксеногамии (перекрестное опыление или чужеопыление), а также некоторых других близких к теме терминов (несовместимость, самостерильность и т. д.).

Два кратких последующих раздела (стр. 34—36, 37—40) посвящены автогамии (как прямой спонтанной, так и опосредованной) и гидрогамии.

В следующий более обширный раздел (стр. 44—58) включены сведения об анемогамии у растений. Куглер, основываясь на данных других авторов, отмечает увеличение процента ветроопыляемых видов в ГДР и ФРГ в направлении к северо-западному побережью, справедливо связывая это увеличение не только с силой и частотой ветров, но и со многими другими экологическими и фитоценотическими факторами.

Следуя работам Поля и других авторов, Куглер отмечает, что основным отличием пыльцы анемогамных видов от пыльцы энтомогамных является не абсолютный вес, длительность парения или другие свойства отдельных зерен пыльцы, а свойство пыльцы анемогамов распадаться на отдельные зерна; в то же время пыльца энтомофилов благодаря наличию различных выростов и склеивающих веществ на экзине обычно сцепляется в комочки.

В этом разделе обсужден целый ряд других вопросов, связанных с анемофилией. Следует, пожалуй, высказать сожаление, что не получили освещения такие аспекты жизни анемофилов, как синхронность выбрасывания пыльцы, строгая приуроченность цветения многих видов к определенным часам суток, имеющие огромное значение для успешного опыления анемофильных растений.

Восьмой раздел книги «Зоидиогамия» (опыление с помощью животных) занимает основной объем книги (стр. 59—303). Этот раздел разбит на целый ряд рубрик, посвященных различным аспектам зоидиогамии.

Раздел начинается обсуждением причин посещения цветков насекомыми. Наряду с описанием главных причин, связанных с питанием насекомых (сбор нектара и пыльцы, поедание некоторых тканей и т. п.), приводятся и такие, как проявление полового инстинкта самцами некоторых видов насекомых, привлеченных пахучими веществами цветков (сходными с выделениями самок), откладывание яиц, сбор материала для строительства гнезд, использование цветка как защитной ниши.

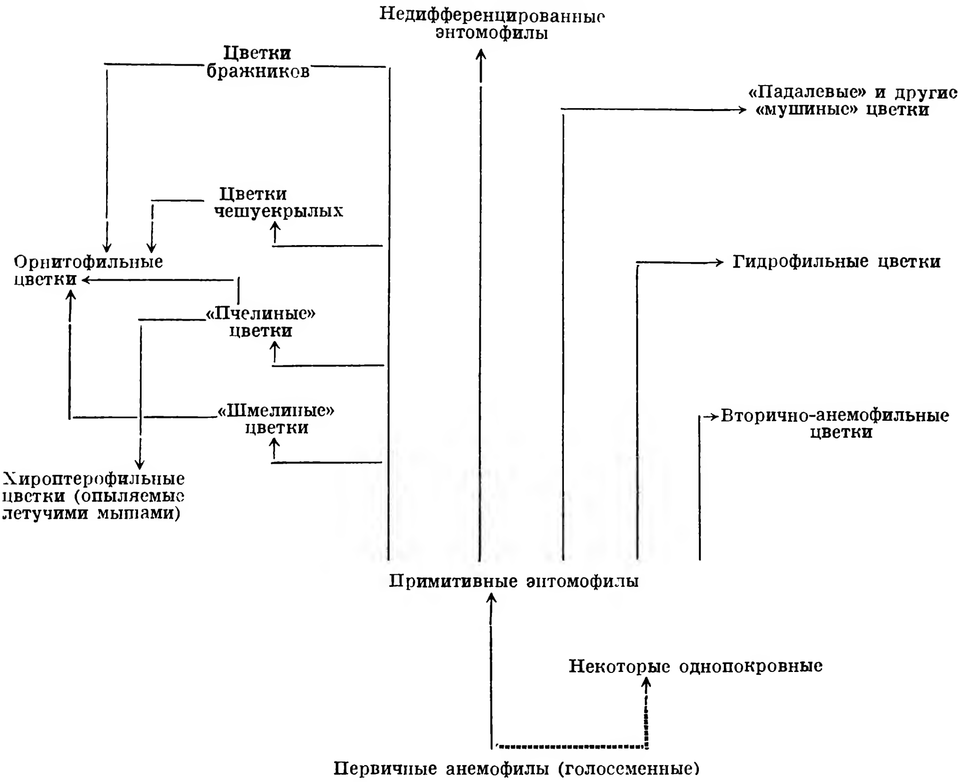
В следующем подразделе подробно обрисовываются различные оптические свойства цветков (связанные с окраской, ультрафиолетовым рисунком, формой, размером, структурой поверхности) и их химические свойства (запах), позволяющие насекомым находить цветки нужного вида. Подробно излагаются данные многочисленных экспериментов (в том числе результаты собственных исследований автора), позволивших оценить на основе изучения физиологии органов чувств насекомых сравнительную роль тех или иных факторов в ориентации и привлечении опылителей.

В последующих подразделах описывается постоянство насекомых в посещении тех или иных видов цветков, приспособления насекомых к переносу пыльцы и поглощению нектара.

В последних частях этого раздела описываются, с привлечением большого фактического материала, основные группы животных-опылителей, особенности их поведения в процессе опыления, а также основные типы опыляемых цветков, различаемые по их отношению к опылителям.

Книга завершается небольшим, отсутствующим в первом издании, но интересным разделом об эволюции способов опыления. Автор считает, что первоначальным способом опыления голосеменных была анемогамия, оставшаяся у них основным способом и в настоящее время. Однако у отдельных форм появилось насекомоопыление, которое осуществляется и сейчас у некоторых видов (например, у *Ephedra campilopoda*). По-видимому, оно было присуще вымершим беннетитовым. Исходные формы покрытосеменных, по мнению Куглера, обладали малоспециализированными энтомогамными цветками. Из этих примитивных форм выработались (в тесной связи со специализированными животными) специализированные формы цветков, в то время как некоторые формы сохранили малоспециализированные цветки. Часть примитивных энтомогамов перешла благодаря редукции к анемогамии. Однако, как считает Куглер, не исключено, что некоторые однопокровные были первично анемогамными.

Эволюция способов опыления по Г. Куглеру


Недифференцированные энтомофилы
Цветки бражников
«Падалевые» и другие «мушиные» цветки
Цветки чешуекрылых
Орнитофильные цветки
Гидрофильные цветки
«Пчелиные» цветки
«Шмелиные» цветки
Вторично-анемофильные цветки
Хироптерофильные цветки (опыляемые летучими мышами)
Примитивные энтомофилы
Некоторые однопокровные
Первичные анемофилы (голосеменные)

Следует весьма высоко оценить осторожность выводов автора, несмотря на то что каждый из них может быть подкреплен целым рядом ярких примеров.

Книга обильно снабжена отличными фотографиями и оригинально схематизированными рисунками, облегчающими понимание описываемых механизмов опыления. Список литературы, насчитывавший в первом издании 471 наименование, увеличился на 200 работ, в том числе пополнился рядом работ русских авторов, хотя материалы некоторых важных исследований, проведенных в СССР в области экологии цветка и эволюции опыления, остались автору неизвестными (работы А. Л. Тахтаджяна, Н. В. Первухиной, А. Н. Пономарева и др.).

Удачная композиция, богатейший фактический материал, изложенный в ясной и сжатой форме, использование новейших данных по излагаемой проблеме позволяют горячо рекомендовать эту книгу всем биологам, интересующимся как узкими специальными вопросами экологии цветка, так и общими проблемами эволюции животного и растительного мира.

Был бы очень желателен в связи с этим перевод рецензируемой книги на русский язык.

Э. С. Терехин и *В. Ф. Шамурин.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 V 1971).

УДК 019.941 : 05 : [581.331.2+581.332

О ЖУРНАЛЕ «GRANA»

L. A. KUPRIJANOVA. ON THE JOURNAL «GRANA»

С 1 января 1970 года журнал «Grana palynologica» получил новое название «Grana». Напомним, что этот журнал был основан профессором Гуннаром Эрдтманом в 1954 году, он же являлся и его редактором. Теперь редактором становится норвежский палинолог Барбро Гуллваг (Barbro Gullyag). Журнал остается, как и был, международным. Руководство журналом осуществляется научно-исследовательскими советами скандинавских стран — Дании, Финляндии, Норвегии и Швеции. В состав редакционного совета входят: Эрдтман (Швеция), Фегри (Норвегия), Ларсен (Дания), Траляу (Швеция), Вазари (Финляндия). «Grana» будет продолжать печататься в Стокгольме (в комитете по публикациям Almquist et Wiksel). Как и прежде в журнале будут печататься оригинальные статьи, главным образом по теоретической палинологии (морфология пыльцы и спор и их значение для таксономии, экологии, фитогеографии, палеоботаники и т. д.). Иногда в журнале будут публиковаться статьи по биохимии, так как очень мало известно о составе экзины и цитоплазмы пыльцы и спор, а также потому, что биохимия и субмикроскопическая морфология все теснее и теснее примыкают друг к другу. Журнал будет выходить регулярно 3 раза в год.

Первый номер «Grana» за 1970 год (том 10, № 1) содержит следующие статьи: «Влияние пиноцитоза и специализации мембран на форму пыльцевой оболочки» (J. R. Rowley, J. J. Flynn, A. Dunbar a. S. Nilson); «О возможной функции специальный каллозной оболочки у *Ipomoea purpurea* (L.) Roth L. (Waterkeyn a. A. Bienfait); «Каллозная стадия генеративных клеток пыльцевых зерен» (A. Gorska-Brylass); «Реализация ядерного материала при развитии спор *Lycopodium annotinum* L.» (B. Gullvög); «Анализ пыльцевых взятков медоносных пчел из Кангры (Индия)» (M. Sharma); «Пермские споры и пыльцевые зерна из Пертского бассейна Западной Австралии» (K. Segroves); «Род *Spiniferitis* Mantell, 1850 (*Dinophyceae*)» (W. Sarjeant).

Л. А. Куприянова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 XI 1970).

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 : [634.0.17+581.55

ПАМЯТИ СЕРГЕЯ ЯКОВЛЕВИЧА СОКОЛОВА
(20 V 1897—8 III 1971)

С 1 портретом

N. A. AVRORIN, M. V. BARANOVA, F. S. PILIPENKO, O. A. SVIAZEVA AND A. M. SEMIONOVA-TIAN-SHANSKAYA. TO THE MEMORY OF SERGEY YAKOVLEVICH SOKOLOV. (20 V 1897—8 III 1971)

8 марта 1971 года скоропостижно скончался доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки РСФСР, один из крупнейших дендрологов страны, член редакционной коллегии Ботанического журнала Сергей Яковлевич Соколов. Имя Сергея Яковлевича широко известно среди геоботаников и лесоводов, работников ботанических садов, дендрологов и архитекторов зеленого строительства.

Сергей Яковлевич родился 20 мая (н. ст.) 1897 г. в г. Белебее Уфимской губернии в семье земского врача Я. Н. Соколова. В большой и исключительно дружной семье Соколовых сформировались такие черты характера С. Я., как принципиальность, преданность научной истине, исключительное трудолюбие, работоспособность и большая доброжелательность к людям. Окончив в 1915 г. в Белебее реальное училище, С. Я. поступил в Лесной институт в Петрограде. Годы революции и гражданской войны прервали учение С. Я.: он сражался в рядах Красной Армии на Урале и в Западной Сибири. По окончании гражданской войны С. Я. снова вернулся в Лесной институт, который окончил в 1924 г. В эти годы он обратил на себя внимание В. Н. Сукачева и был оставлен преподавателем на кафедре морфологии, систематики растений и дендрологии, где читал курс лекций по морфологии и систематике растений. Здесь, в коллективе ведущих геоботаников и лесоводов под руководством Сукачева сложились научные интересы С. Я. и он вырос в ученого с широким кругозором. К этому времени относятся типологические исследования С. Я. в зоне таежных лесов. В дальнейшем вся научная и общественная деятельность С. Я. была связана с Ботаническим институтом АН СССР (БИН), куда он перешел на работу в 1932 г. по предложению Сукачева.

Находясь в Отделе геоботаники БИНа, С. Я. разрабатывал вопросы лесной фитоценологии; он принимал участие в составлении геоботанических программ, в работах по геоботаническому районированию и участвовал в ряде всесоюзных совещаний по этим вопросам. В те годы он руководил экспедициями по изучению лесов Западного Кавказа, Южной Киргизии и занимался вопросами организации в лесах южного Тянь-Шаня специальных лесоплодовых хозяйств. Его теоретические взгляды в области фитоценологии нашли свое отражение в сводной статье «Успехи советской лесной геоботаники» (1937), а позднее в статье «Таксономия лесных ассоциаций» (1962). Одновременно, заведуя географо-гидрологической группой в Государственном гидрологическом институте, С. Я. принимал активное участие в работах по гидрологическому районированию территории Советского Союза.

В 1935 г. президиум АН СССР присудил С. Я. Соколову без защиты диссертации ученую степень кандидата биологических наук. В декабре 1938 г. он защитил докторскую диссертацию на тему «Основные вопросы фитоценологии и решение их на примере лесов Западного Закавказья».

Уделяя большое внимание типологии лесов, С. Я. одновременно интересовался прикладной дендрологией, вопросами садово-паркового искусства и читал лекции по этим дисциплинам в техникуме зеленого строительства и в Доме архитектора. Интерес к этим вопросам предопределил согласие С. Я. на предложенную дирекцией БИНа должность заведующего Ботаническим садом. Став в 1938 г. руководителем Ботанического сада, С. Я. избрал стержневой научной проблемой Отдела — интродукцию и акклиматизацию растений, которая, как он подчеркивал, связана со всей деятельностью Ботанического сада в его прошлом, настоящем и будущем. Экспериментальные работы сосредоточивались на введении в культуру новых видов и сортов растений, на изучении биологических изменений растений при интродукции. Были начаты систематические фенологические наблюдения за коллекциями живых растений Сада. Коллектив Отдела приступил к составлению монументальной сводки «Деревья и кустарники СССР». Большое внимание было уделено организации культурно-просветительной работы. Все это привело к тому, что Ботанический сад стал одним из передовых отделов Института. Большой заслугой С. Я. явилась и организация Совета Ботанических садов СССР, призванного координировать научную работу всех ботанических садов страны.

Начавшаяся война прервала осуществление этих организационных и научных планов. Тематика Сада была изменена и направлена на решение задач оборонного значения. Для сохранения коллекций живых растений, особенно коллекций оранжерей, потребовалось огромное напряжение сил от сотрудников Сада. С. Я. вместе со всем коллективом переносил все трудности первого года войны и блокады. Он выехал из Ленинграда в феврале 1942 г. в Казань, где до 1944 г. руководил работой Отдела геоботаники. Особенно много внимания он уделял изучению лесов Волжско-Камского края, а затем был одним из руководителей экспедиции Совета по изучению производительных сил, исследовавшей плодовые леса на южных склонах Ферганского и Чаткальского хребтов.

После возвращения в Ленинград и окончания войны С. Я. с присущими ему энергией и темпераментом взялся за приведение в порядок разрушенного хозяйства Ботанического сада, добиваясь скорейшего восстановления парка и оранжерей в Ленинграде. Постепенно под его руководством стала налаживаться и научная работа в Саду. С 1950 г. регулярно начали выходить труды Отдела «Интродукция растений и зеленое строительство», а с 1949 г. коллектив Сада приступил к составлению и изданию капитальной сводки «Деревья и кустарники СССР». Неизменным редактором и автором многих разделов этой сводки был сам С. Я. Шестой, последний том этой сводки был опубликован в 1962 г. Это издание в настоящее время является наиболее полным сводным трудом по систематике, географии и интродукции деревьев и кустарников СССР. «Деревья и кустарники СССР» вызвали большой интерес у специалистов всей страны и послужили стимулом к созданию региональных дендрологий, программа составления которых была разработана С. Я. Соколовым. В последние годы, продолжая изучение древесных растений СССР, С. Я. сосредоточил свое внимание на вопросах их географического распространения. Один из разделов этой темы был окончен и опубликован совместно с О. А. Связевой под названием «География древесных растений СССР» (1965). Завершением всей этой работы, по замыслу С. Я., должен был стать «Атлас карт ареалов древесных дикой флоры СССР», над созданием которого он трудился до последних дней своей жизни.

Наряду с огромной научной работой С. Я. принимал активное участие в общественной жизни, являясь членом Совета Ботанических садов СССР, членом Всесоюзного ботанического общества, Всесоюзного географического общества и Общества охраны природы. Он был участником Первого Всесоюзного съезда по охране природы (Москва, 1933). С. Я. Соколов являлся горячим защитником природы нашей Родины, он ратовал за создание заповедников, интересовался постановкой научной работы в них, выступал с докладами и лекциями об охране природы, писал научно-популярные статьи на эту тему, проводил экскурсии в природу со студентами, архитекторами и школьниками. В 1964 г. под его редакцией вышел научно-популярный сборник «Природа Ленинграда и окрестностей», в создании которого приняли участие различные специалисты.

Деятельность С. Я. получила высокую оценку правительства СССР: он был награжден орденом Ленина, орденом Знак Почета, медалями «За оборону Ленинграда», «За доблестный труд в Великой Отечественной войне», «250-летия Ленинграда» и медалью в честь столетия со дня рождения В. И. Ленина.

С. Я. принадлежал к числу тех широкообразованных советских ученых, которые целиком отдавали себя не только любимому делу, но много сил и энергии тратили на воспитание и подготовку научных кадров. Трудно назвать ботаническое учреждение в нашей стране, где бы не трудились его ученики или сотрудники, которым он помог советом, участием, добрым словом. Не только знания, огромное трудолюбие, доброжелательность привлекали к С. Я. людей и, особенно, молодежь, но и его неповторимый юмор, жизнерадостность, нетерпимость ко всему несправедливому. Кабинет его всегда был открыт для всех. К нему приходили и приезжали за советом и поддержкой не только в научных вопросах, но и делились с ним своими горестями и радостями. И всем он давал советы, помогал в нужную минуту и радовался успехам других. Поэтому его все любили. Интересы С. Я. были очень разнообразны: он увлекался живописью, резьбой по дереву, страстно любил охоту и рыбную ловлю; он очень любил детей и уделял им много внимания.

Внезапная кончина Сергея Яковлевича была большим ударом не только для родных и друзей, но и для всех ботаников нашей страны. Трудно поверить, что его нет с нами. Светлая память о Сергее Яковлевиче навсегда сохранится в наших сердцах.

Список работ С. Я. Соколова помещен в Ботаническом журнале (1968 г., т. 53, вып. 1 : 124—130). Здесь приводятся работы, опубликованные позднее.

1967

К 70-летию со дня рождения Леонида Федоровича Правдина. Лесоведение, 4 : 81—84.

1969

К теории интродукции растений. В кн.: Пути и методы обогащения дендрофлоры Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск : 4—23.

Цветы оптом и в розницу. Газета «Смена», 114.

Находятся в печати:

Карта распространения сосны и дуба на территории СССР. Атлас лесов СССР. М. (Совместно с О. А. Связевой).

Карта распространения ели, пихты, липы и осины. Атлас лесов СССР. М. (Совместно с В. А. Кубли и И. В. Васильевым).

Карта распространения лиственницы, березы, бука и граба. Атлас лесов СССР. М. (Совместно с О. А. Связевой и В. Н. Васильевым).

Н. А. Аврорин, М. В. Баранова,
Ф. С. Пилипенко, О. А. Связева,
А. М. Семенова-Тян-Шанская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 VI 1971).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 061.6 : 58 (477)

К. М. Сытник

ИНСТИТУТ БОТАНИКИ им. Н. Г. ХОЛОДНОГО АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

(*К 50-летию со дня основания*)

K. M. SYTNIK. 50 TH ANNIVERSARY OF THE KHOLODNY INSTITUTE OF BOTANY OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE UKRAINIAN S. S. R.

8 сентября 1971 г. Институт ботаники им. Н. Г. Холодного Академии наук УССР отметил свое 50-летие. В настоящее время Институт является одним из крупнейших ботанических учреждений страны, центром ботанической мысли на Украине. В нем работает 103 научных и 237 научно-технических сотрудников в следующих подразделениях: 1) Отдел высших растений (зав. М. И. Клоков), 2) Отдел низших растений (зав. А. Н. Окснер), 3) Отдел истории флоры (зав. Д. К. Зеров), 4) Отдел геоботаники (зав. Г. И. Билык), 5) Отдел физиологии растений (зав. К. М. Сытник), 6) Отдел цитологии (зав. В. И. Малюк), 7) Отдел биохимии растений (зав. Е. Г. Судьина), 8) Отдел эмбриологии (зав. В. П. Банникова), 9) Отдел альгологии (зав. Н. П. Масюк), 10) Отдел экспериментальной морфологии (зав. А. С. Лазаренко), 11) Ботанический музей (зав. Д. Н. Доброчаева), 12) Лаборатория микологии (зав. М. Я. Зерова), 13) Украинский степной заповедник (директор А. П. Генов), 14) Экспериментальная база (зав. Ф. Е. Голоядов), 15) Библиотека (зав. Е. И. Бородянская).

В наши дни в Институте трудится большой и высококвалифицированный коллектив ботаников, особенно сильно выросший за последнее десятилетие. Среди ныне здравствующих и плодотворно работающих ученых многие известны своим крупным вкладом в развитие различных отраслей науки и завоевали высокий научный авторитет в Советском Союзе и за рубежом. Сейчас в Институте работает один академик Академии наук УССР, 2 члена-корреспондента, 16 докторов наук, 69 кандидатов наук. Среди работников Института большое количество талантливой научной молодежи.

Место Института ботаники АН УССР в ряду биологических учреждений мира определяется его большой научной продукцией в различных разделах ботаники и неоценимым богатством коллекций, накопленных поколениями украинских и русских ботаников в гербариях высших и низших растений, в музее и библиотеке.

В настоящее время Гербарий высших растений института в целом насчитывает 1 000 000 листов. Наш гербарий по количеству гербарных коллекций занимает второе место в Советском Союзе (после Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР — БИНа), он входит в число крупнейших гербариев мира. В Гербарии высших растений Института, кроме украинской флоры (самый крупный отдел Гербария), представлена флора других республик Советского Союза, а также частично мировая флора. Кроме того, в фондах Гербария Института хранятся уникальные классические коллекции выдающихся ботаников XIX и начала XX столетия: В. Г. Бессера, Н. С. Турчанинова, В. М. Черняева, И. Ф. Шмальгаузена, А. С. Роговича, И. Э. Жилибера (I. J. Gilibert).

Гербарий Института осуществляет обмен коллекциями с различными ботаническими учреждениями в Советском Союзе и за рубежом. В настоящее время Институт ведет обмен более чем с 50 ботаническими учреждениями 21 страны.

В Институте имеются богатые гербарии низших растений и мохообразных. Имеются также коллекции древесины, плодов растений, растительных продуктов и изделий, диорамы растительности различных зон Украины, собранные в одном из лучших в мире ботаническом музее.

Библиотека Института имеет фонд, составляющий более 86 000 отечественных и иностранных книг и журналов.

Институт ботаники координирует ботанические исследования в пределах Украинской ССР. Его работа проводится в содружестве с центральным ботаническим учреждением Советского Союза — БИНом. Ботаники Института принимают участие в подготовке общесоюзных флор и определителей. С другой стороны, значительную помощь в создании второго, третьего и четвертого томов «Флоры УССР» оказали ботаники БИНа — С. В. Юзепчук (порядок *Helobiae*), В. И. Кречетович (сем. *Cyperaceae*), М. М. Ильин (сем. *Chenopodiaceae*), И. Т. Васильченко (сем. *Amaranthaceae*). В подготовке второго тома большое участие как автор и редактор тома принял Е. М. Лавренко. Можно смело утверждать, что такое тесное единение сил, скоординированная, целенаправленная работа всех ботаников Советского Союза во многом способствовали достижениям Института ботаники АН УССР, которым и он может заслуженно гордиться.

История

Ботаническая наука начала развиваться на Украине в XVIII в. Начало изучения флоры Украины положили экспедиции Российской Академии наук, которые возглавляли Гюльденштедт, Зуев и Паллас, собравшие первые сведения о флоре Украины. Дальнейшая работа в этом направлении проводилась и углублялась основанными на Украине в первой половине XIX в. Харьковским и Киевским университетами, ботанические кафедры которых создавались и работали в тесном содружестве с Российской Академией наук, Московским и Петербургским университетами и Никитским ботаническим садом.

Профессоры-ботаники Киевского университета И. Г. Борщов, И. В. Баранецкий, И. Ф. Шмальгаузен, профессор Харьковского университета А. Н. Краснов, профессор Одесского университета Г. И. Танфильев учились в Петербурге у известных ботаников А. Н. Бекетова, А. С. Фаминцина, И. П. Бородина, М. С. Воронина; профессоры Киевского университета А. В. Фомин, Харьковского — В. М. Арнольди, Харьковского сельскохозяйственного института Н. В. Цингер учились в Московском университете под руководством проф. И. Н. Горожанкина. Учениками К. А. Тимирязева были известные физиологи растений, которые работали на Украине, — В. И. Палладин, Е. Ф. Вотчал, В. А. Роттерт, цитолог и эмбриолог С. Г. Навашин. Воспитанник Казанского университета, ученик проф. А. Я. Гордягина В. И. Талиев создал в Харькове школу флористов.

В тесном содружестве русских и украинских ученых развивалась на Украине ботаника, возникали новые очаги и школы. Но только после Великой Октябрьской революции создались самые благоприятные условия для широкого развития науки, для расцвета научных центров в союзных республиках. Детищем Великого Октября является и Академия наук Украинской ССР, основанная в 1919 г.

Ботаническая наука в Киеве в первые годы советской власти была сосредоточена в университете на естественном отделении физико-математического факультета и в Киевском политехническом институте на сельскохозяйственном факультете.

Киевских ботаников в то время возглавляли А. В. Фомин и Е. Ф. Вотчал. В. А. Левшин, Н. Г. Холодный из физиологической школы проф. К. А. Пуриевича уже тогда работали самостоятельно. Здесь проводили научную работу Г. А. Левитский, В. В. Финн, Я. С. Модилевский, М. В. Чернояров — ученики акад. С. Г. Навашина, который оставил Киев в 1915 г., но до того, с 1898 г., работал в этом городе на кафедре морфологии и систематики растений, где выполнил свои классические исследования (о двойном оплодотворении, по кариологии). Не остались без влияния Навашина Левшин и Холодный, которые с успехом использовали далее в некоторых из своих работ цитологический метод. В Политехническом институте нужно отметить профессоров Г. А. Левитского, А. А. Табенцкого и В. Р. Заленского.

Уже в первые годы после установления советской власти на Украине обнаружилось стремление ботаников объединить свои усилия для общей научной работы в интересах социалистического строительства, развернувшегося в стране. Так, в протоколе заседания ботанической секции Украинского научного общества от 19 сентября 1920 г. мы находим запись, свидетельствующую о желании ботаников «организовать широкое флористическое обследование Украины в государственном масштабе, объединить и координировать в этом направлении работу как отдельных ботанических учреждений, так и единичных ботаников». Высказанное в то время предложение секции организовать Флористический комитет при Украинской Академии наук (УАН) не было принято, а вскоре упомянутое Общество было объединено с УАН, и ботаническая секция с 1 июня 1921 г. находится в составе Академии. С 16 апреля 1919 г. до 25 января 1920 г. ботаническая секция Украинского научного общества существовала как Ботаническая подсекция естественнонаучной секции Украинского научного общества. После преобразования последней в Отделение естественных наук ботаническая подсекция была переименована в ботаническую секцию этого общества. Судя по протоколам, эта секция плодотворно работала. Только за 1.5 года (апрель 1919—декабрь 1920 г.) состоялось 12 заседаний подсекции, а позже секции, на которых обсуждались очередные задачи и перспективы ботаники на Украине, были сделаны научные доклады, посвященные флоре Крымской Яйлы, полиморфизму папоротников, половому процессу у высших растений, материалам к лихенологии Украины и Крыма, печеночникам и торфяным мхам Украины, распространению растений на Украине и другим вопросам. В работе секции принимали активное участие будущие видные советские ботаники

Е. Ф. Вотчал, Д. Д. Зеров, П. Ф. Оксиюк, А. И. Соколовский, В. В. Финн, А. В. Фомин, Н. Г. Холодный. В составе ботанической секции были организованы терминологическая комиссия, библиографическая комиссия, флористический комитет, комиссия по составлению определителя украинской флоры.

Секция работала при Академии наук УССР по существу как Ботаническое общество, но официальное ее преобразование в Общество произошло 19 марта 1925 г., когда на годичном собрании был утвержден устав Украинского ботанического общества при УАН. Первым председателем общества был акад. А. В. Фомин, секретарем — Д. К. Зеров. 1 января 1926 г. членов Общества было 42, теперь, в 1971 г., — 1014. Параллельно с ботанической секцией, начиная с 1919 г., работала комиссия по изучению споровых растений.

В сентябре 1921 г. в Академии наук УССР был организован Ботанический кабинет и Гербарий АН УССР во главе с А. В. Фоминым, избранным в том же году академиком АН УССР. Этот организационный акт и положил начало существованию Института ботаники АН УССР, временем рождения Института ботаники АН УССР принято считать сентябрь 1921 г. Первыми сотрудниками Ботанического музея и Гербария были Д. К. Зеров, П. Ф. Оксиюк, а затем А. С. Лазаренко, А. Н. Окснер, Н. М. Пидопличко.

Немного позднее, осенью 1922 г., в Киеве была организована научно-исследовательская кафедра ботаники во главе с акад. А. В. Фоминым. Вначале в состав кафедры входили лишь 3 научных сотрудника; Холодный, Финн и Модилевский. Базой для этой кафедры был Ботанический сад, оранжереи и гербарий бывшего университета.

Постепенно расширяя и углубляя свою работу, кафедра к 1927 г. имела уже несколько лабораторий (морфологии и систематики цветковых, систематики споровых, геоботаники, цитологии, эмбриологии). В этом же году она была преобразована в Украинский научно-исследовательский институт ботаники, который в 1931 г. был объединен с упомянутым выше Ботаническим музеем и Гербарием АН УССР в единое учреждение — Институт ботаники АН УССР.

В 1934 г. в результате реорганизации Академии наук УССР Институт ботаники еще больше расширился путем присоединения к нему шести до того времени самостоятельных кафедр: физической физиологии растений (Н. Г. Холодный), химической физиологии (В. Н. Любименко), генетики растений (А. А. Сапегин), биологии растений сельского и лесного хозяйств (Е. Ф. Вотчал), систематики цветковых растений (В. И. Липский) и акклиматизации с акклиматизационным садом (М. Ф. Кащенко). В 1936 г. в состав Института вошел, после избрания его в состав действительных членов АН УССР, Т. Д. Лысенко и его новая кафедра генетики и селекции.

В 1939 г. в штате Института было 5 академиков АН УССР (Г. М. Высоцкий, Н. Н. Гришко, Т. Д. Лысенко, А. А. Сапегин, Н. Г. Холодный) и 4 члена-корреспондента АН УССР (Е. И. Бордзиловский, П. А. Власюк, Д. К. Зеров, Я. С. Модилевский).

Разрастаясь и укрепляясь, Институт ботаники накануне второй мировой войны вырос в мощную научную организацию и стал одним из ведущих центров в области биологической науки на территории Украинской ССР.

Во время Великой Отечественной войны Институт был эвакуирован в Уфу, где его сотрудники провели большую работу по изучению растительных богатств Башкирии и Южного Урала и поиску путей повышения урожайности сельскохозяйственных культур. Зиму 1943/44 г. Институт провел в Москве, где его сотрудники готовились к развертыванию работ по изучению флоры и растительности освобожденной Украины и усилению исследований, направленных на повышение продуктивности природных и сельскохозяйственных угодий.

В апреле 1944 г. Институт вернулся в Киев и уже в июле этого года развернули исследования 9 его отделов: систематики цветковых растений (М. И. Котов), геоботаники (Д. Я. Афанасьев), микологии (С. Ф. Морочковский), бриологии (Д. К. Зеров), лихенологии и альгологии (А. Н. Окснер), цитологии и эмбриологии (Я. С. Модилевский), физиологии роста и развития растений (Н. Г. Холодный), физиологии обмена веществ (А. А. Кузьменко), физиологии питания (П. А. Власюк), генетики и селекции растений (А. А. Сапегин). В начале 1945 г. начал организовываться новый отдел агрохимии во главе с А. И. Душечкиным. Во Львове в этом году был организовал отдел географии споровых растений (А. С. Лазаренко) и географии высших растений (М. Г. Попов).

Институт ботаники является родоначальником двух научных учреждений, основанных на базе его отделов и лабораторий: Центрального республиканского ботанического сада АН УССР (1944) и Института физиологии растений АН УССР (1946).

Институт ботаники возглавляли в разные годы А. В. Фомин (до 1935 г.), Я. С. Модилевский (1937—1939), Н. Н. Гришко (1939—1944), А. А. Сапегин (1944—1949), Д. К. Зеров (1946—1963), Г. И. Билык (1963—1968), А. Н. Окснер (1968—1970); в сентябре 1970 г. директором Института становится К. М. Сытник.

В 1921 г., когда были созданы Ботанический музей и Гербарий АН УССР, вышел в свет первый номер «Українського ботанічного журналу», который начала издавать ботаническая секция Украинского научного общества. В первое время из-за трудностей, переживаемых страной, не всегда удавалось регулярно издавать этот журнал. Позднее менялись его издатели и название, но будет наиболее правильным считать годом основания журнала, который теперь издается под тем же названием Институтом ботаники АН УССР, — 1921 год. Это правильно еще и потому, что указанный журнал был первым печатным органом украинских ботаников, который 50 лет тому назад верно определил свои задачи, а также задачи и перспективы ботаники на Украине; «Кроме объединения вокруг «Украинского ботанического журнала» всех ботанических сил Украины, редакция ставит перед собой главнейшую цель — способствовать планомерной и систематической организации на Украине ботанической работы, ибо, только идя этим путем, ботаническая наука на Украине сможет в кратчайшее время удовлетворить те требования, которые перед ней ставит жизнь, принимая во внимание недостаток персональных сил и тот недостаток технических и других средств, которые еще остались на Украине после последних лет разрушения».

Определив таким образом свои задачи, журнал отметил крайне слабую изученность всех объектов ботанической науки. «Мы не имеем не только какой-либо „Флоры Украины“, но даже хотя бы более или менее полного списка растений Украины и отдельных ее частей (кроме Херсонщины и отчасти Харьковщины), не имеем точных данных о географическом распространении на Украине отдельных ее растений и т. п... Мы не только не имеем хотя бы более или менее полного ботаникогеографического очерка флоры Украины, но по многим ее районам даже не имеем почти и материалов ботаникогеографического характера, не говоря уже о губернских очерках, они есть только для той же Херсонщины (И. Пачоского) и отчасти Харьковщины (В. Талиева)... Еще хуже, чем с исследованиями ботанико-географическими, обстоит на Украине дело с исследованиями фитопалеонтологическими. Кроме совсем небольших и целиком случайных материалов, которые выясняют древнюю в геологическом понимании историю флоры современной территории Украины, — мы ничего не имеем... Луга и болота Украины, в частности торфяные, почти совсем не обследованы с ботанической стороны... В направлении выявления и использования среди нашей флоры растений лекарственных, технических, декоративных и т. п., в частности, введения их в культуру, — то же самое, еще почти ничего не сделано». Так 50 лет тому назад оценивалось положение дел в ботаническом изучении территории Украины в первом номере нашего журнала и уже ставилась задача создания «Флоры Украины», развития картографии украинской флоры (ее современного и прошлого состояния) разработки классификации растительности, развития всех отраслей теоретической и прикладной ботаники, в частности флористики, геоботаники, физиологии, эмбриологии.

Сегодня мы можем сказать, что большинство из этих задач теперь решено. Институт ботаники со дня своего основания развивался как комплексное научное учреждение, где по существу представлены все направления ботанической науки, это обеспечило широкое и углубленное изучение флоры высших растений, бриофлоры, микофлоры, лихенофлоры, альгофлоры, растительности всех зон республики, истории флоры, морфологии, эмбриологии, цитологии, физиологии и биохимии растений. Теперь в институте проводятся исследования на биогеоценотическом, популяционном, организменном, клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях.

Итоги деятельности

Особое внимание в Институте всегда уделялось и уделяется флоре высших и низших растений. В результате фундаментальных исследований в области флористико-систематического изучения высших и низших растений Украины, огромнейших затрат энергии большого коллектива созданы многотомные труды и тем самым внесен значительный вклад в развитие советской ботанической науки. Нашими ботаниками с привлечением ученых других ботанических учреждений изданы такие капитальные, широко известные за пределами республики труды, как 12-томная «Флора УССР» (авторы — А. И. Барбарич, Е. И. Бордзиловский, Е. М. Брадис, И. Т. Васильченко, Е. Д. Висюлина, Ф. А. Гринь, Д. Н. Доброчаева, Д. К. Зеров, И. Г. Зоз, Н. Н. Ильин, З. Ф. Катина, Е. Д. Карнаух, М. В. Клоков, М. И. Котов, Е. Н. Кондратюк, В. И. Кречетович, Е. М. Лавренко, А. А. Лопачевский, В. В. Меферт, С. В. Миндерова, М. И. Назаров, Ю. М. Прокудин, А. В. Фомин, В. Г. Хржановский, С. В. Юзепчук), 2 тома «Флоры лишайников УССР» (А. Н. Окснер), «Флора печеночных и сфагновых мхов Украины» (Д. К. Зеров), 6 томов 12-томного издания «Определителя пресноводных водорослей УССР» (Н. В. Кондратьева, А. А. Коршиков, А. М. Матвиенко, О. П. Оксиюк, А. Н. Окснер, Я. В. Ролл, Д. О. Свиренко, А. В. Топачевский), 2 тома 5-томного «Определителя грибов Украины» (И. А. Дудка, Д. К. Зеров, М. Я. Зерова, З. Г. Лавитская, С. Ф. Морочковский, Г. Г. Радзиевский, Н. Ф. Смицкая) и др. Трудно переоценить значение этих работ, которые являются наиболее полными сводками наших знаний о растительном мире республики, в основу которых положен многолетний кропотливый труд иногда нескольких научных поколений. Отдельные из этих капитальных изданий предшествовали изданиям по флоре Союза.

Две Государственные премии — СССР и УССР, которыми удостоены наиболее выдающиеся из этих работ, — заслуженная награда и общее признание успехов украинских ботаников.

Большая работа проведена нашими геоботаниками, которые изучили растительный покров республики, разработали научные основы рационального использования природной растительности, подготовили практические рекомендации по рациональному хозяйствованию. Проведены исследования лугов (Д. Я. Афанасьев, Г. И. Билык, А. А. Запятова, В. С. Ткаченко), лесов (В. А. Поварницын, Ф. А. Гринь, Н. И. Косец, Ю. Р. Шеляг-Сосонко, В. К. Мякушко), болот (Д. К. Зеров, Е. М. Брадис, А. Ф. Бачурина, Л. С. Балашов, А. И. Кузьмичев, Т. Л. Андриенко), степей (Ю. Д. Клеопов, Г. И. Билык, В. В. Осычнюк, З. А. Сарычева, Л. С. Панова, В. С. Ткаченко) и растительности засоленных почв (Г. И. Билык). В Институте были разработаны мероприятия по улучшению пастбищ и лугов республики, улучшению засоленных почв, рациональному использованию болот. Сейчас подготовлена докладная записка в директивные органы республики о болотах Украинского Полесья и необходимости их охраны. Заканчивается подготовка аналогичного документа о влиянии почвенного подтопления на природную растительность в зоне Киевского водохранилища и будет дан прогноз изменений, которые произойдут в растительном и почвенном покрове (Д. Я. Афанасьев, Л. С. Балашов, И. А. Давыденко). Готовятся более широкие прогнозы об изменениях растительности в целом по республике.

Институт принимает участие в решении комплексной проблемы малых рек, изучая влияние изменений растительности на их состояние. Большая и важная работа проведена геоботаниками Института и по картированию растительного покрова республики. Впервые создана детальная карта растительности Украины, карта лесов, типов болот и т. п. (Г. И. Билык, Ф. А. Гринь, Е. М. Брадис, В. К. Мякушко). Многочисленные ботанические исследования завершаются 3-томным изданием «Растительности УССР». Уже опубликованы монографии «Природные луга УССР» (Д. Я. Афанасьев), «Болота УССР» (Е. М. Брадис, А. Ф. Бачурина), «Растительность засоленных почв Украины» (Г. И. Билык).

Наряду с этим разрабатываются теоретические вопросы геоботаники, как например вопросы геоботанического районирования, принципы классификации отдельных типов растительности и др. (Д. Я. Афанасьев, Г. И. Билык, Е. М. Брадис, Ф. А. Гринь, Ю. Р. Шеляг-Сосонко).

В Институте выполнен ряд важных флорогенетических и микропалеоботанических (спорово-пыльцевых) исследований (Д. К. Зеров, А. Н. Окснер, А. С. Лазаренко, М. Ф. Макаревич, А. Т. Артюшенко, Н. А. Щекина, Л. Я. Партыка, С. В. Сябряй, Г. А. Пашкевич). На основании географического анализа флоры Украины были выяснены отдельные черты ее развития с конца третичного периода, установлены центры, в которых флора переживала критические эпохи четвертичных оледенений, установлены возраст и характер эндемизма украинской флоры. Прослежены изменения растительного покрова равнинной части Украины в голоцене и предложена периодизация голоцена вместо устаревшей скандинавской схемы Блитта—Сернандера. Выполнен ряд фундаментальных работ по истории флоры Арктики и Дальнего Востока, в основу которых была положена концепция зональности географических элементов, разработанная в Институте ботаники УССР и сейчас широко принятая. Была выдвинута новая идея миграции биополярных растений — как северных, так и южных переселенцев, — указан единый возможный для наземных биполярных растений антильский путь миграции. Эта идея нашла признание в отечественной биогеографической литературе и подтверждена работами зарубежных ботаников.

Значительных успехов достиг Институт ботаники в области изучения низших растений — водорослей (Я. В. Ролл, А. В. Топачевский, Н. П. Масюк, Н. В. Кондратьева, З. И. Асаул, Г. М. Мордвинцева, Н. А. Мошкова, Н. С. Водопьян, Л. П. Приходькова), грибов (С. Ф. Морочковский, М. Я. Зерова. И. А. Дудка, М. Ф. Смицкая, Г. Г. Радзиевский, Л. В. Смык), лишайников (А. Н. Окснер, М. Ф. Макаревич, О. Б. Блюм, Е. Г. Копачевская), мохообразных (А. В. Фомин, Д. К. Зеров, А. С. Лазаренко, А. Ф. Бачурина). Эта обширная группа растений, которая намного превышает по количеству видов высшие (цветковые) растения, заслуживает самого серьезного внимания, поскольку здесь открываются широкие перспективы их эффективного практического использования.

Первый этап исследования низших растений неизбежно связан с их флористико-систематическим изучением. Именно поэтому в Институте была поставлена и успешно решается задача создания определителей и «Флор» различных групп низших растений. Изданные Институтом определители низших растений высоко оценены систематиками и создают предпосылки для создания в дальнейшем «Флор» отдельных групп водорослей и грибов. Ведущие специалисты Института работают над всесоюзными изданиями по различным группам низших и высших растений.

Важное место в изучении низших растений занимают альгологические исследования. Кроме флористико-систематического изучения водорослей, разрабатываются вопросы прикладной альгологии.

Наряду с флористическими исследованиями микологи Института разрабатывают важные вопросы по плеоморфизму у грибов. Было также установлено наличие микоризы в степной зоне, что позволило отказаться от так называемой микоризации почв при посадках деревьев в степи (М. Я. Зерова).

В области экспериментальной морфологии растений на примере мхов в нашем Институте впервые осуществлены исследования молекулярных механизмов первичной дифференциации клеток с применением цитофлуориметрического, цитоспектрофотометрического и цитохимического методов. Целью таких исследований является выяснение переключающих механизмов, которые контролируют направления роста и развития организма (О. Т. Демков, Р. Т. Рипецкий, Я. Д. Федик).

Одной из основных работ по изучению генотипичной структуры видов было исследование хромосомных чисел листостебельных мхов Советского Союза, которое показало гетероморфность видовых популяций мхов. Это имеет особое значение в трактовке экспериментального материала. Проведенные исследования показывают недостаточность современной трактовки вида на основании только морфологического анализа. Работа дала материал для создания монографии «Атлас хромосом листостебельных мхов СССР» (А. С. Лазаренко, Е. И. Высоцкая, Е. М. Лесняк).

Для изучения молекулярных механизмов дифференциации наши морфологи использовали биофизические и биохимические методы исследования. При этом впервые была экспериментально установлена локализация апикального доминирования в одной апикальной клетке молодой протонемы фунарии влагомерной. Апикальная клетка столона тормозит ветвление нескольких клеток. В эксперименте впервые применена микрохирургическая декапитация столона. Показано, что степень коррелятивного торможения контролируется взаимодействием кинетинообразного фактора с ауксином (А. С. Лазаренко, Р. Т. Рипецкий).

С помощью цитофлуориметра и цитоспектрофотометра конструкции наших сотрудников исследовано изменение содержания цитоплазматической РНК в клетках с разным уровнем морфологической дифференциации и в разных условиях освещения. Установлено наличие внутриклеточного градиента цитоплазматической РНК в апикальных и субапикальных клетках в стадии ветвления. Установлен межклеточный градиент РНК в столоне.

Серьезные успехи достигнуты в цитологических исследованиях. Проводятся цитокинетические исследования популяций клеток методом авторадиографии с использованием H^3-тимидина и H^3-глицина с одновременным определением количества нуклеиновых кислот, что позволяет полнее охарактеризовать популяцию клеток. Наши цитологи выдвинули предположение, что по совокупности ряда признаков можно делать вывод о стадии онтогенетического развития данной клетки гетерогенной популяции (П. Г. Сидоренко, Н. В. Викторова, Г. С. Степура). Изучение роли вакуолярной системы в осуществлении автолитических процессов дало возможность предложить оригинальную схему функционирования лизосомного аппарата растительной клетки (Н. В. Белицер).

Важные результаты получены цитологами при изучении условий индуцирования к делению отдельных изолированных клеток (М. К. Павлова), приуроченности отдельных аденозинтрифосфатаз к конкретным клеточным структурам (Т. Н. Олейникова), зависимости между окислительными процессами, ультраструктурной организацией митохондрий и стадией онтогенетического развития клеток (Г. А. Мартин), превращения дифференцированных пластид в относительно недифференцированные формы в культивируемых растительных клетках (Е. М. Недуха) и других вопросов.

Исследования в области сравнительной эмбриологии имели целью выяснение особенностей становления и эволюции эмбриологических структур в различных таксономических группах, занимающих разное положение в системе, в связи с решением различных проблем морфогенеза, филогенеза и эволюции покрытосеменных растений (Я. С. Модилевский, В. В. Финн, П. Ф. Оксиюк, М. И. Худяк, Л. К. Дзюбенко, Р. А. Бейлис-Выровая, О. И. Рыбченко, Е. Л. Кордюм, А. К. Дзевалтовский).

Предложена оригинальная трактовка вопроса о происхождении различных половых типов цветка на основе цитоэмбриологических данных, позволяющих говорить о наличии нескольких исходных типов цветка (Е. Л. Кордюм, Г. И. Глущенко). Выяснены особенности оплодотворения, развития семян и плода в связи с отдаленной гибридизацией у различных групп растений (В. П. Банникова, М. И. Худяк, А. Ф. Попова, О. В. Овсянникова, О. А. Хведынич), показано значение видовой специфичности для становления эмбриологических структур в процессе формирования гибридных семян (В. П. Банникова), отмечены физиолого-биохимические отклонения в гибридных семенах (Л. И. Мусатенко).

Осуществлен ранее не описанный в литературе тип нарушения в развитии гибридного зародыша — аномалии в митозах. Установлен ряд общих закономерностей, которые лежат в основе нарушений в делении ядер гибридного зародыша и эндосперма.

Одновременное использование морфологических, цитохимических и биохимических методов исследования позволило нашим эмбриологам и физиологам установить, что в гибридных семенах наряду с морфологическими нарушениями наблюдаются физиолого-биохогические отклонения, которые чаще всего выражаются в угнетении синтеза нуклеиновых кислот и прежде всего РНК. Биохимические нарушения предшествуют морфологическим.

Обнаружены новые особенности формирования ряда внутриклеточных структур генеративных органов. Установлены общие закономерности закладки и развития семенного зачатка у различных представителей покрытосеменных на ранних этапах их онтогенеза. Предложена классификация макроспорангиев покрытосеменных. Применение цитоэмбриологических и кариологических методов позволило с новых позиций подойти к решению спорных вопросов систематики и филогении обширного семейства Зонтичных, выяснить роль полиплоидии и анеуплоидии в эволюции этого семейства и проанализировать его родственные связи.

Продолжая исследования, начатые Н. Г. Холодным и В. Н. Любименко, физиологи и биохимики нашего Института занимаются изучением проблем роста и фотосинтеза. Биохимики успешно развивают исследования биосинтеза и состояния хлорофилла в растениях.

Проведенные работы позволили выдвинуть новые представления о последовательности реакций и характере превращений порфиринов на заключительном этапе биосинтеза хлорофилла и дать соответствующую схему этого процесса. Показано, что формирование молекул хлорофилла идет не через посредство протохлорофилла, как это считали раньше, а вначале происходит восстановление Mg-винилфеопрофирина до хлорофиллорида с последующей его фитолизацией и прямым образованием хлорофилла (Е. Г. Судьина).

Путем моделирования комплексов хлорофилла с различными белками и липидами получены данные, позволяющие развить представление о значении соотношения гидрофобных и полярных групп в белке для характера ориентации хлорофилла на нем и проявления последним фотохимических свойств. Данные экспериментов позволяют считать, что спектрально, химически и функционально обнаруженная гетерогенность состояния хлорофилла in vivo в значительной мере определяется белковым компонентом (Е. Г. Судьина, Г. И. Лозовая, Е. Ф. Довбыш, М. Г. Голод).

На основании новых сведений о гетерогенности состояния хлорофилла in vivo можно думать, что одним из путей усовершенствования аппарата фотосинтеза в процессе эволюции могла быть постепенная смена белкового компонента хлорофилла. Сейчас проводятся исследования природных хлорофиллбелковых комплексов растений различных систематических групп с целью проверки этого предположения (Г. И. Лозовая).

Много внимания уделяется у нас биохимии водорослей. Проводятся исследования специфики их функциональных систем, метаболизма, химического состава, механизма реакций на факторы внешней среды и т. д. (Н. В. Костлан, В. И. Миронюк, Н. Д. Тупик, В. Н. Паршиков, Т. С. Лебедева, И. Г. Дрокова, В. А. Максимов, Е. И. Шнюкова). Объектами исследований служат представители синезеленых и зеленых (вольвоксовые и протококковые) водорослей. Показано, что при определенном составе питательной среды можно получить клетки с высоким содержанием белка и водорастворимых витаминов. Разработаны методы эффективного автолиза и ферментативного гидролиза клеточной оболочки. В Институте разработаны проектные задания по конструированию установок открытого и закрытого типа, а также беспрерывного действия для культивирования водорослей в больших масштабах.

Большие заслуги в развитии советской фитофизиологии имеют научные сотрудники Института. Упомянем прежде всего классические работы Н. Г. Холодного по фитогормонам и исследования В. Н. Любименко по пигментам растений, которые он провел с Е. Д. Бусловой и А. А. Кузьменко в организованной им лаборатории химической физиологии. Широко известны работы Е. Ф. Вотчала по фотосинтезу, транспирации, физиологии сахарной свеклы и теории урожая. В послевоенные годы появились значительные труды физиологов по вегетативному размножению (Н. А. Любинский, А. И. Закордонец), развитию и плодоношению яблони (С. И. Лебедев, Е. Д. Буслова, Я. Д. Ромашко, В. Д. Тихвинская, К. С. Гарнага, Е. Н. Шмаргонь), физиологии и биохимии роста растений (К. М. Сытник, Р. Ф. Процко, О. Б. Бойчук, Н. М. Книга, Л. И. Мусатенко, Я. А. Дудинский, Л. Г. Дудченко, Л. С. Савицкая, А. Н. Нестерова), растительного сырья (С. В. Гончаров), анатомии (Ю. А. Первова). Наши физиологи выдвинули концепцию, согласно которой рост рассматривается как интегральная функция растительного организма, как процесс, связанный со сложными проявлениями обмена веществ. Это позволило установить закономерные взаимосвязи между ростом растений и белковым и нуклеиновым обменом. Обнаружены также новые важные для понимания роста закономерности формирования и функционирования зон интеркалярного роста и зон роста корней. Исследования закономерностей роста надземных органов сочетаются с изучением метаболических функций корневой системы, с выяснением роли корня в коррелятивных взаимосвязях между органами растения. Показана также роль ИУК, гибберелина и кинетина в явлении корреляции. Исследованы особенности функционирования фенольных ингибиторов. Получены оригинальные данные о выделительной функции корня. При этом не нашли подтверждения представления об интенсификации выделительных процессов в конце жизненного цикла.

Наряду с изучением роста высших растений проведены важные исследования некоторых особенностей роста зеленых одноклеточных водорослей. Изучены механизмы терминального окисления у этих организмов, получены новые факты, способствующие выяснению места цитохрома «с» в электронтранспортной цепи при фотосинтезе, разработаны новые методы препаративного выделения пативных цитохромов из фотосинтезирующих тканей (Л. О. Эйнор).

Задачи и перспективы развития

XXIV съезд партии поставил перед каждым научным учреждением задачу определить на основе анализа современного состояния перспективы дальнейшего развития. Директивы съезда требуют от ботаников усиления внимания к изучению растительных ресурсов и проблемам, связанным с рациональным использованием, преобразованием и охраной природных богатств.

На некоторых задачах и перспективах развития Института ботаники АН УССР в свете решений XXIV съезда КПСС я и хочу остановиться. Начну с проблемы растительных ресурсов.

Институт ботаники провел определенную работу в области ресурсоведения. Подготовлены и изданы монографии по лекарственным (З. Ф. Катина, Д. С. Ивашин, М. И. Анисимова), дубильным (А. И. Закордонец, А. И. Барбарич, С. В. Гончаров, З. Ф. Катина, А. А. Соприко), эфиромасличным (М. И. Котов, Е. Д. Карнаух, С. Я. Морозюк, С. В. Гончаров) растениям. В нашем Институте все больше внимания уделяется прикладной (сырьевой) альгологии. Вместе с Институтом биохимии АН УССР предложен новый перспективный источник растительного сырья для получения каротина — одноклеточная водоросль дуналиелла солевая (Н. П. Масюк). Изучены биохимические особенности и разработаны методы культивирования этой водоросли, составлен технологический регламент на получение сырья для производства каротина. Разработан и внедряется метод массового выращивания хлореллы на отходах бродильных производств с целью использования водорослей как стимулирующей добавки в корм сельскохозяйственным животным (А. Ф. Беренштейн, Н. А. Мошкова). Изучаются возможности использования водорослей для интенсификации биологических процессов в водоемах. Сотрудники Института предложили метод дополнительной биологической очистки сточных вод в производстве искусственного волокна и капролактама при помощи одноклеточных водорослей (Г. М. Мордвинцева, В. В. Ступина).

Первоочередные задачи, которые стоят перед ботаниками-ресурсоведами — это разработка теоретических основ ботанического ресурсоведения, создание рациональной классификации полезных растений и получаемых из них веществ, учет природных запасов сырьевых растений, отбор и введение в культуру наиболее ценных в хозяйственном отношении форм растений, создание монографий, справочников, кратких популярных брошюр, посвященных отдельным растительным ресурсам республики.

Изучением и внедрением в практику нового растительного сырья будут заниматься вместе с флористами физиологи, биохимики, технологи, экологи. Такой комплекс специалистов в Институте ботаники АН УССР принесет особенно большую пользу для мобилизации ресурсов богатейшей микофлоры и альгофлоры.

Первоочередной задачей является планомерное исследование систематических групп водорослей, поскольку последние в преобладающей массе еще не изучены, хотя имеются большие потенциальные возможности их практического использования. Водоросли имеют ценную особенность — им свойственна исключительная пластичность, способность значительно изменять тип обмена в зависимости от условий выращивания. Благодаря этому в искусственных условиях можно добиться высокого содержания белка в клетках, получить определенный или даже полный набор аминокислот, обеспечить высокое содержание витаминов, высокую урожайность. Понятно, что все это требует разработки новых технологически совершенных установок, подбора наиболее перспективных объектов массового культивирования и т. д.

Источником дополнительных ресурсов белка, витаминов, других полезных веществ могут быть также грибы. Наши микологи в связи с этим начинают развертывать вместе с биохимиками Института физиолого-биохимические исследования наиболее перспективных в сырьевом отношении представителей грибной флоры. Большое внимание будет также уделено изучению водных грибов. По предварительным данным перспективными могут оказаться поиски видов грибов, отличающихся повышенной продуктивностью в отношении таких ферментов, как целлюлоза, протеаза и др. Подобными свойствами обладают некоторые базидиомицеты, которые используют для своего развития специфические субстраты. Препараты этих ферментов или мицелий могут быть использованы в животноводстве для повышения пищевых свойств трудноперевариваемых продуктов. Биохимики и микологи будут работать над подбором и изучением сред для интенсивного культивирования определенных видов грибов, будут исследовать ферментативную активность, экзогенную и эндогенную локализацию ферментов, оптимальные условия их обнаружения и субстрата их действия и т. д.

В ближайшие годы большое внимание будет уделяться характеристике специфичности и изменчивости обменных процессов у различных групп водорослей и грибов, в первую очередь тех, которые представляют народнохозяйственный интерес.

Ранее проведенные в Институте работы показали перспективность культивирования хлореллы на отходах некоторых пищевых предприятий.

Полугетеротрофные штаммы водорослей, которые характеризуются высокой способностью к утилизации органических веществ среды, синтезируют чрезвычайно большие количества витаминов и отличаются высоким темпом прироста биомассы. Предусматривается изучение и создание новых методов интенсификации производства хлореллы, поиски путей снижения ее себестоимости путем автоматизации процесса культивирования, снижения затрат на электроэнергию и подбора наиболее эффективной и дешевой среды. Значительное внимание будет уделено разработке наиболее эффективных способов выращивания облигатногетеротрофных штаммов хлореллы на комбинированной среде из дешевых отходов пищевой промышленности. Поскольку гетеротрофы накопляют большое количество витаминов и дают большую биомассу, использование водорослей для производства большого масштаба значительно упрощается и становится дешевым. Использование хлореллы может быть достаточно разнообразным: витаминная подкормка животных, стимуляция микробиологических производств, промышленное сырье для получения белка, аминокислот, витаминов, фитола и т. п. Вот почему важной задачей является повышение продуктивности хлореллы и изыскание эффективных и экономичных способов нарушения целостности оболочки ее клетки с целью лучшего переваривания животными.

Необходимо отметить, что в фитохимическом отношении изучено совершенно недостаточное количество видов водорослей, причем выбор объектов нередко является случайным, поэтому предусматривается изучение более широкого набора видов.

Большие задачи стоят перед ботаниками, которые работают в области систематики растений и флористики. В развитии систематики за границей четко определилась тенденция превращения ее в формализованную науку, которая использует математические методы и кибернетическую технику. На Украине эта тенденция еще не проявилась, но в перспективе применение математики, математической логики и электронно-вычислительной техники должно стать одним из важных направлений в развитии систематики высших и низших растений. Но для развития математического направления в систематике необходима интенсивная разработка новых методов, приспособленных для различных целей, начиная с задач внутривидовой систематики и кончая разработкой филогенетической системы и филогении высших таксонов: семейств, классов, отделов.

Особенно следует подчеркнуть необходимость развертывания исследований по проблемам систематики в области альгологии, микологии, лихенологии и бриологии. Роль систематики низших растений становится особенно очевидной, когда речь идет о рациональном использовании водорослей, разработке мер по борьбе с грибными заболеваниями, выявлении новых источников растительного сырья для промышленности, регулировании процессов жизнедеятельности водорослей при применении их для очистки сточных вод в биологических прудах и т. п. Во всех этих случаях правильная оценка систематической принадлежности исследуемых форм имеет нередко решающее значение.

Исходя из вышесказанного, альгологи Института ботаники АН УССР планируют изучение закономерностей изменчивости организмов в различных группах водорослей в определенных условиях внешней среды на популяционном, организменном, клеточном и субклеточном уровнях. Они уделяют большое внимание познанию сущности специфики видов в различных группах водорослей, разработке теории систематики и классификации водорослей. Для осуществления этих задач необходимо создать тесный комплекс систематиков-морфологов с цитологами, биохимиками, физиологами и генетиками, определить единое направление исследований и подобрать общие модельные объекты, применить сложные методы математического анализа.

Значительный вклад в развитие науки следует ожидать от ученых-ботаников, которые разрабатывают проблему вида и видообразования. В природе процессы видообразования происходят непрерывно. Одни виды уже обособились, имеют свой ареал, фенологию и экологию, другие же находятся на различных стадиях своего становления. Процесс видообразования в значительной мере связан с хозяйственной деятельностью человека, который нарушает нормальный ход развития в природе. В связи с этим наши систематики и флористы намечают более детальное изучение этих процессов.

Значительная работа будет проведена по составлению карт географического распространения растений на Украине и в других республиках Советского Союза. Эти карты будут иметь большое практическое значение, особенно для изучения растительного сырья, выявления массивов распространения полезных и вредных растений. Будут проводиться наблюдения над исчезновением некоторых редких растений и появлением новых. Намечается выявление реликтовых и эндемичных растений, которые заслуживают охраны. Планируется подготовка монографий по отдельным видам, родам, семействам.

Широкий размах приобретут ботаникогеографические и флористико-систематические исследования определенных регионов и отдельных таксонов в пределах того или другого региона, изучение системы и эволюции низших и высших растений, вопросов фитохорологии (ареалогии растений), и, наконец, вопросов флорогенетики. Много внимания будет уделяться всестороннему изучению флоры и растительности низших растений и мохообразных Украины и всего Советского Союза.

Здесь в первую очередь мы должны (в комплексе с другими ботаническими учреждениями Советского Союза) работать над составлением определителей и «Флор» наименее изученных районов, а также определителей и «Флор» районов, наиболее богатых видами, интересных в ботаникогеографическом отношении.

Использование в этих исследованиях только морфолого-географических характеристик таксонов недостаточно. Необходимо, чтобы данные, полученные с помощью морфолого-географического анализа, были там, где это возможно, прокорректированы цитогенетикой, биохимией, физиологическим экспериментом.

Будет продолжено изучение флоры лишайников и листостебельных мхов УССР, начата работа по подготовке определителей лишайников и мхов для отдельных регионов республики. Будут более детально изучены ареалогические особенности рассматриваемых групп нашей флоры и проведено картирование ареалов; это поможет раскрытию и установлению новых закономерностей распространения лишайников и мхов. Флористический и генетический анализ флоры должен в результате этого дать новые и более обоснованные сведения, что может упростить, а частично и изменить принципы самого анализа. Необходимо более широкое и смелое использование хемотаксономического и кариологического методов; это позволит внести коррективы в географические концепции, отразится на построении систем, а также на чисто таксономических исследованиях.

Изучение фитоценологических особенностей различных групп растений позволит точнее выявлять их взаимовлияния, аллелопатические воздействия, установить закономерности сукцессий.

Экспериментальное изучение экологии лишайников, начатое в нашем Институте, будет продолжено и углублено. Должна также изучаться экология мхов.

Экспериментальная экология решает собственные большие проблемы, она имеет также важное значение для биогеоценологических исследований; но, кроме того, физиолого-эгологические исследования крайне важны для ряда других разделов ботаники, в том числе и для флористической фитогеографии.

Неотъемлемой частью изучения растительного мира является исследование истории флоры и растительности. Нельзя изучать видовой состав организмов — флору и фауну, их распространение на земном шаре, строить системы растительного и животного мира, исследовать формирование их биохимических особенностей, физиологических процессов без учета происхождения и развития органического мира в тесной связи с историческими изменениями физикогеографических условий на Земле.

Основной задачей в изучении истории растительности на ближайшие годы является углубленное изучение истории растительного покрова территории Украины в кайнозое с применением, кроме спорово-пыльцевого анализа, также других методов — кариологического, анатомо-гистологического и палеоботанического изучения макроскопических остатков. а также метода флорогенетического анализа современной флоры.

В результате такого спорово-пыльцевого анализа опорных разрезов планируется составление капитальной монографии «История растительного покрова территории Украины в кайнозое».

Большая и важная работа ожидает в недалеком будущем наших геоботаников. Основной их задачей является всестороннее изучение закономерностей формирования и развития растительного покрова различных природных зон республики, а также разработка научных основ его рационального использования, воспроизведения, реконструкции и охраны.

Планомерное изучение растительного покрова связано с решением ряда важных народнохозяйственных проблем: проведение мелиоративных, землестроительных и лесостроительных работ, рациональное использование болот.

Особое внимание следует уделить изучению биологической продуктивности различных типов растительности. Мы будем принимать активное участие в разработке международной программы «Человек и биосфера».

Растительный покров является одним из самых важных природных ресурсов. Поэтому и в будущем основной задачей геоботанических исследований остается всестороннее и глубокое комплексное изучение растительного покрова как основного компонента биогеоценоза и факторов, которые определяют его состав, структуру и взаимосвязи его компонентов.

Следует отметить следующие первоочередные задачи: разработка теоретических основ классификации растительного покрова, изучение биологической продуктивности различных типов наземных растительных группировок, исследование почвозащитной и водоохранной роли растительного покрова, выяснение взаимосвязей компонентов, а также продолжение картирования растительного покрова. Необходимо обеспечить изучение в биогеоценозах и фитоценозах круговорота веществ и энергии в системе почва—растительная группировка, а также в связи с фотосинтезом и накоплением биомассы. Решение этих вопросов требует широкого применения физиологических и экологических методов исследования компонентов растительного покрова, использования некоторых современных физических и химических методов изучения как растений в составе фитоценоза, так и физиологически действующих режимов среды. Многие фитоценотические закономерности имеют статистический характер. Поэтому для исследования растительных группировок необходимо обеспечить широкое применение математических методов исследований. Объединение сил геоботаников, флористов, экологов и физиологов будет одним из условий успешного развития исследований в области изучения экосистем.

Одним из наиболее отсталых разделов ботаники на Украине является анатомия растений. Мы по существу сегодня не имеем ни одной научной ячейки в республике, где бы более или менее глубоко и систематически проводились работы по анатомии растений. Ближайшее будущее должно стать переломным этапом в этом отношении. Необходимо возобновление и развертывание исследований по основным проблемам филогенеза и онтогенеза структур растений, их внутреннего строения, а также усовершенствование методики анатомических исследований. Наша задача — создать специальную лабораторию онтогенетической и сравнительной (эволюционной) анатомии.

Украинские эмбриологи растений имеют все основания гордиться достижениями в области изучения процессов споро-, гамето-, зигото- и эмбриогенеза. Однако сегодня ни науку, ни практику не удовлетворяют объем и глубина эмбриологических исследований. До последнего времени эмбриология у нас развивалась как описательная наука. Для овладения и управления процессом развития растений необходимо глубоко изучать физиологию и биохимию эмбриологических процессов. Недостаточно развиваются сравнительно-эмбриологические исследования. Мало применяются гистохимические, радиоизотопные и другие методы для изучения процессов оплодотворения. На Украине работает сравнительно небольшой коллектив эмбриологов, поэтому очень важно определить, на каких вопросах из многочисленных проблем эмбриологии растений следует в первую очередь сосредоточиться.

Одной из основных проблем современной эмбриологии растений является выяснение особенностей становления и эволюции внутренних структур репродуктивных органов высших растений; в первую очередь это касается тех органов, филогенетическая оценка которых до настоящего времени остается дискуссионной.

Для решения этой задачи планируются специальные цитолого-эмбриологические исследования ранних этапов морфогенеза репродуктивных органов, споро- и гаметогенеза у различных представителей высших и низших растений (покрытосеменные, голосеменные, разноспоровые папоротникообразные, различные группы грибов и водорослей). Эти исследования должны проводиться как в естественных условиях, так и в эксперименте, при культивировании спорангиев, спор и гамет вне организма.

Выбор широкого круга объектов исследования диктуется тем, что решение многих вопросов становления эмбриологических признаков высших растений невозможно без тщательного сравнительно-цитологического изучения низших организмов (грибы и водоросли), которые как известно, характеризуются значительным разнообразием морфологической огранизации и форм размножения. Так, например, окончательная филогенетическая оценка способов образования тетрад микроспор может быть дана только в связи с постановкой общебиологического вопроса об особенностях митотического аппарата растений, истории его возникновения и дальнейшей эволюции.

Сочетание онтогенетического и сравнительно-морфологического методов дадут возможность глубже познать общие закономерности онтогенеза органов полового и бесполого размножения на различных этапах развития растительного мира, явление стерильности как один из механизмов эволюции, а также выяснить критерии примитивности или подвинутости (специализации) ряда внутренних структур репродуктивных органов. Последнее позволит значительно расширить применение эмбриологического метода в систематике и филогении растений.

Будут также расширены и углублены исследования субмикроскопических структур половых клеток высших и низших растений, закономерностей изменения клеточных оболочек, ядерных мембран и цитоплазматических структур в процессе слияния гамет, цитохимических изменений половых клеток в процессе оплодотворения, изучены события, предшествующие первому делению зиготы в норме и патологии. Предполагаются исследования регуляторных механизмов оплодотворения путем различных воздействий факторов внешней среды на разных этапах этого процесса.

Исследования в области систематики, фитоценологии, экологии, эмбриологии, цитологии высших и низших растений могут успешно осуществляться лишь при участии физиологов и биохимиков растений. Вот почему в комплексе ботанических дисциплин биохимия и физиология будет занимать одно из ведущих мест при решении первоочередных задач современной ботаники. Их развитию в перспективных планах дальнейших ботанических исследований уделяется большое внимание.

Кроме участия в комплексных исследованиях совместно с геоботаниками, альгологами, биохимиками, цитологами, физиологи растений будут изучать метаболизм, связанный с ростовыми процессами, регуляцию роста и проблему целостности организма.

Представители всех ботанических дисциплин нашего Института глубоко сознают свою ответственность перед народом, перед партией за решение актуальных проблем широкого и рационального использования естественных ресурсов и создания научных основ охраны естественной среды. Большие и ответственные задачи выдвинуты перед нашей наукой XXIV съездом партии. Отмечая 50-летие своего Института, наши ученые видят свой долг в мобилизации всех творческих сил, всей энергии для их осуществления.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного
Академии наук УССР,
Киев.

(Получено 24 I 1971).

К ст. И. Ф. Аникушина стр. 1688

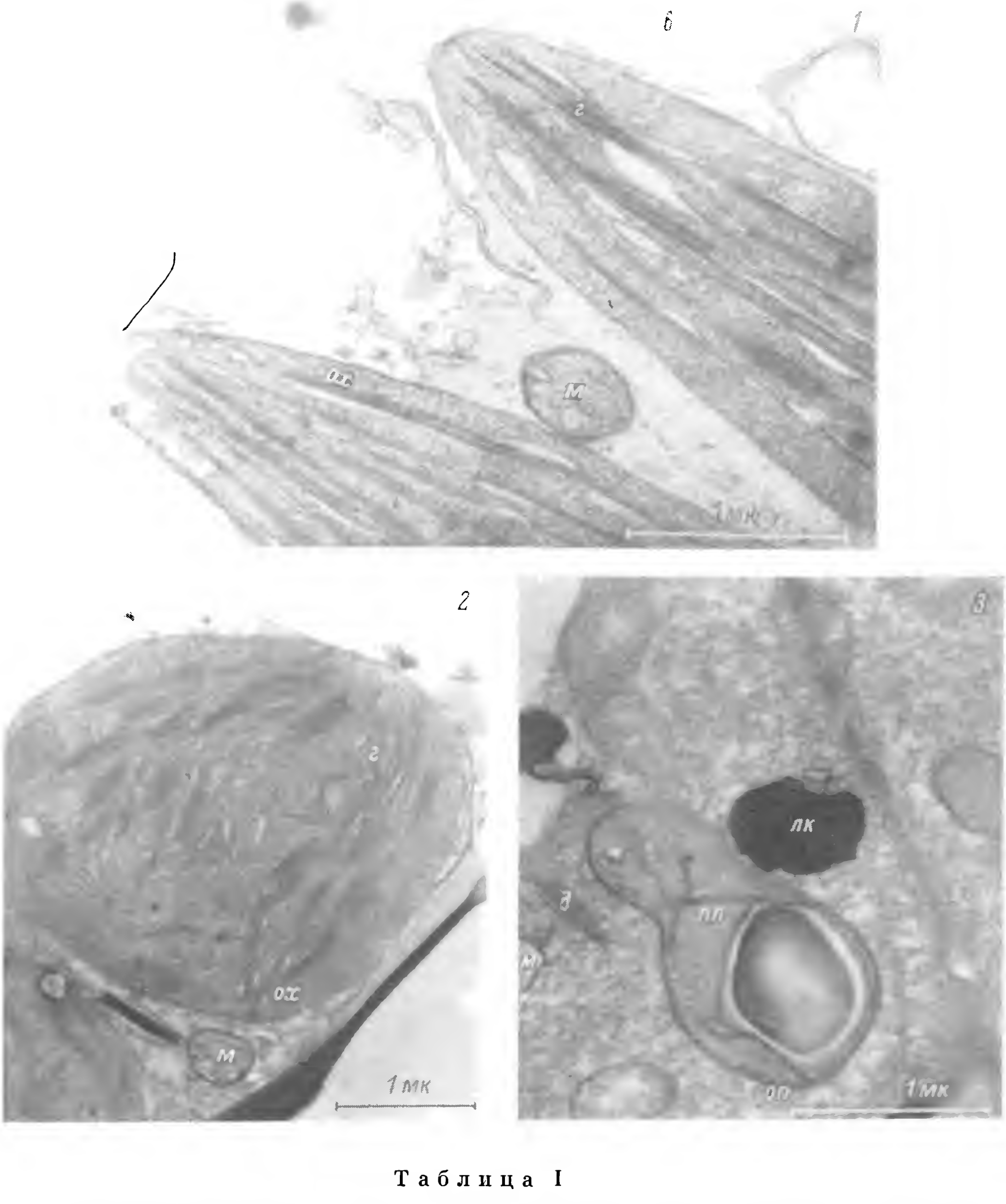


Таблица I

1 — хлоропласт из молодых семядолей проростков *Picea excelsa*, выросших на свету; *2* — хлоропласт из зрелых семядолей проростков *Picea excelsa*, выросших на свету; *3* — пропластида из молодых семядолей проростков *P. excelsa*, выросших в темноте.

Обозначения к таблицам: *в* — вакуоль, *г* — грана. *гпо* — гранoподобное образование, *д* — диктиосома, *к* — крахмал, *ко* — клеточная оболочка, *лк* — липидные капли, *м* — митохондрия, *мг* — межгранная ламелла, *ог* — осмиофильные глобулы, *оп* — оболочка пластиды, *ох* — оболочка хлоропласта, *пл* — первичные ламеллы, *пт* — проламеллярное тело, *т* — тонопласт, *эр* — эндоплазматический ретикулюм.

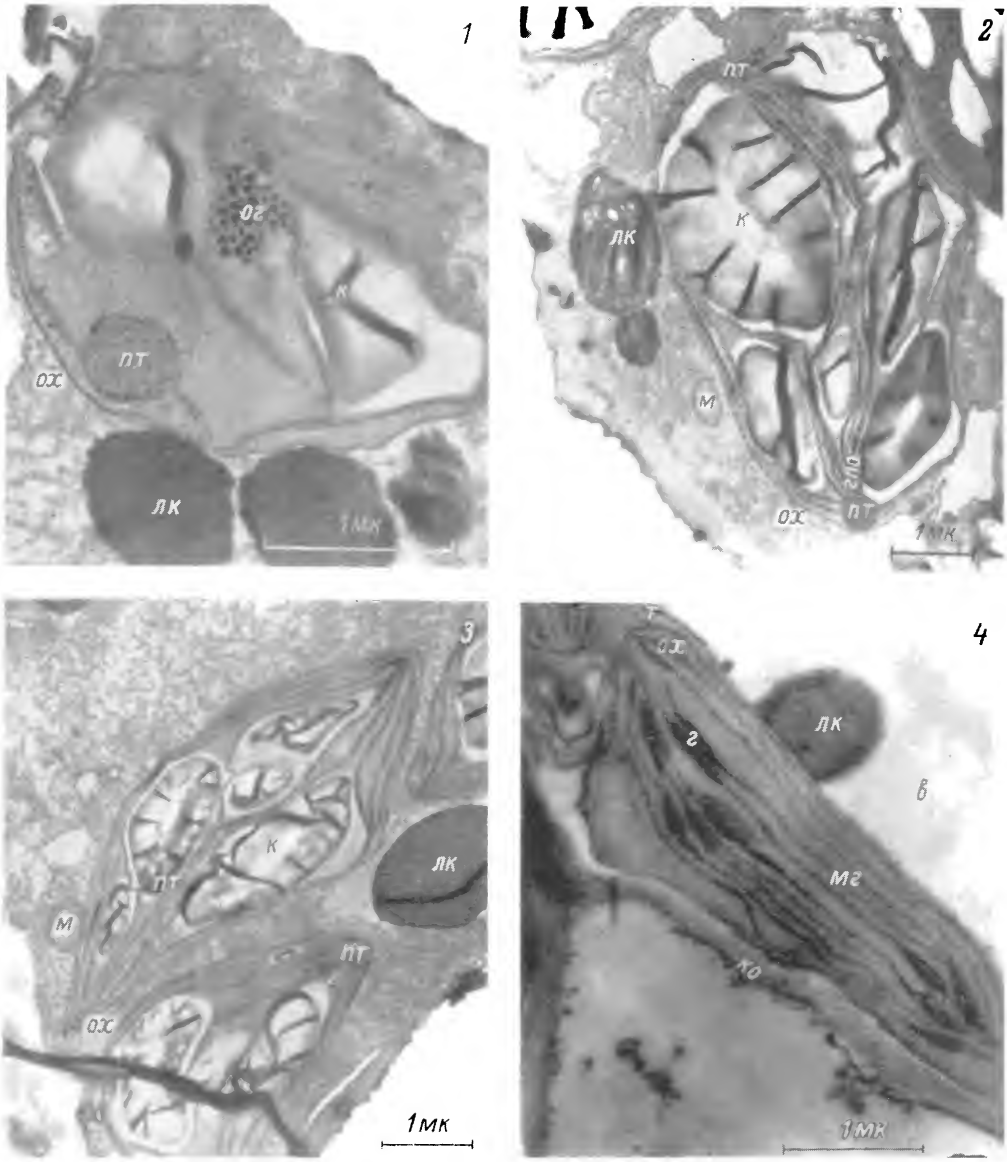


Таблица II

1 — хлоропласт из молодых семядолей проростков *Picea excelsa*, выросших в темноте; *2* — хлоропласт из семядолей проростков *P. excelsa*, росших в темноте 20 дней; *3* — хлоропласт из семядолей проростков *P. excelsa*, росших в темноте 20 дней; *4* — хлоропласт из семядолей проростков *P. excelsa*, росших в темноте 40 дней.

К ст. А. П. Ляшук стр. 1690

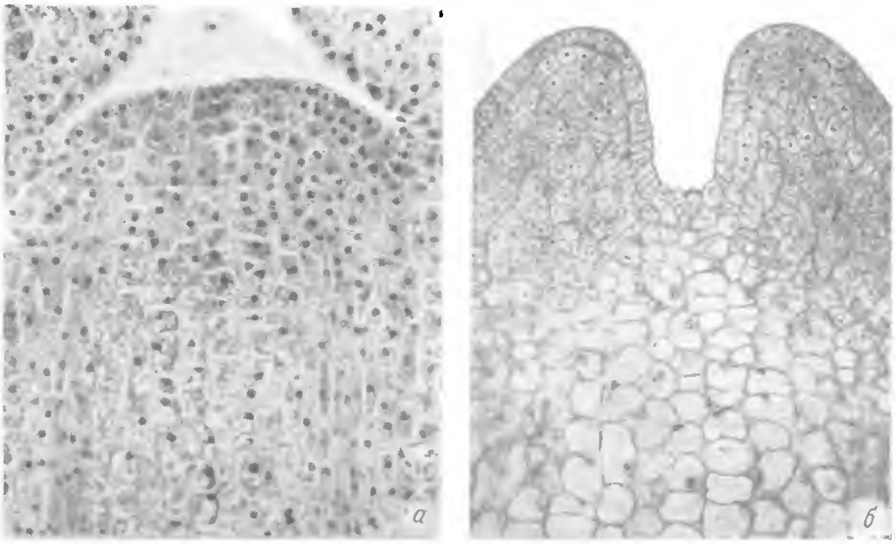


Рис. 1. Точка роста побега *Fraxinus excelsior* в различные сроки стратификации.

а — после 10 дней теплой стратификации; *б* — в конце теплой стратификации.

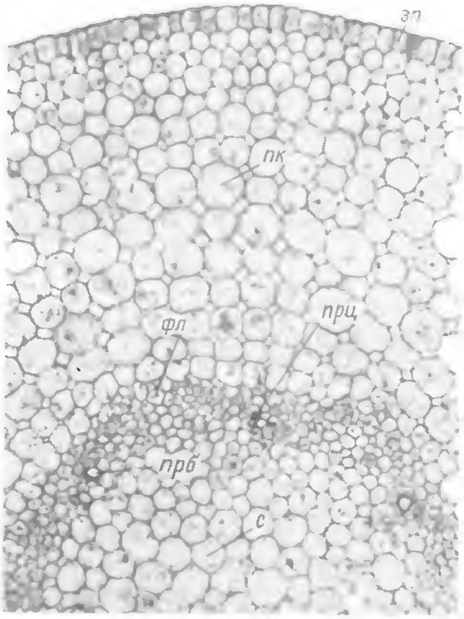


Рис. 2. Поперечный срез гипокотиля зародыша *Fraxinus excelsior* после 6 месяцев стратификации.

эп — эпидермис; *пк* — первичная кора; *фл* — флоэма; *прц* — протоксилема центральной жилки; *прб* — протоксилема боковых жилок; *с* — сердцевина.

К стр. 1690—1691

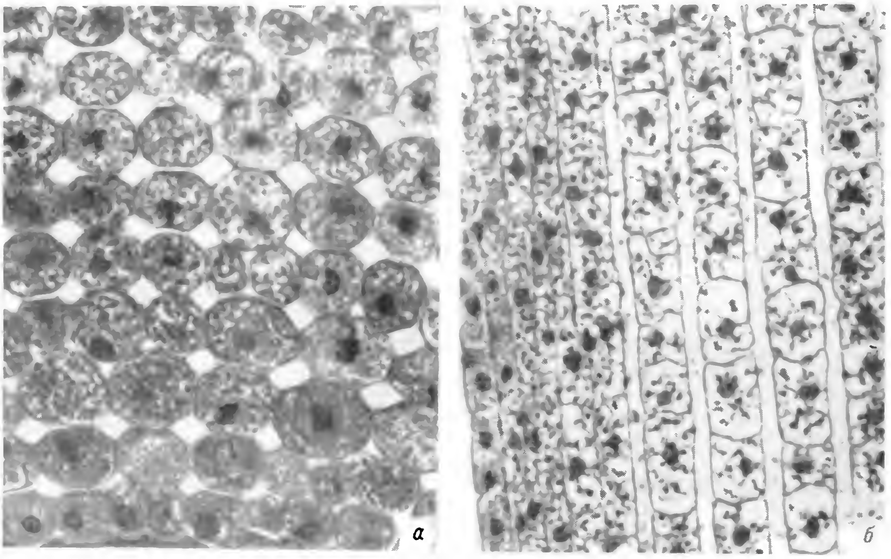


Рис. 3. Межклетники в первичной коре гипокотиля зародыша *Fraxinus excelsior*.

а — поперечный срез гипокотиля зародыша после 10 дней теплой стратификации; *б* — продольный срез гипокотиля зародыша после 1 месяца теплой стратификации.

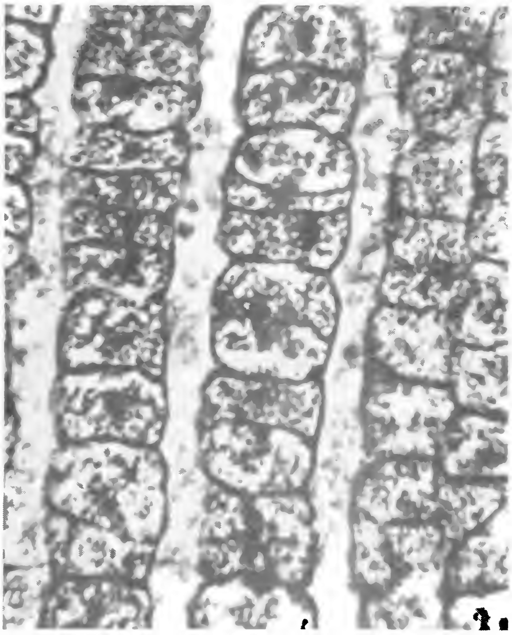


Рис. 4. Комплексы клеток в гипокотиле зародыша *Fraxinus excelsior* в конце стратификации.

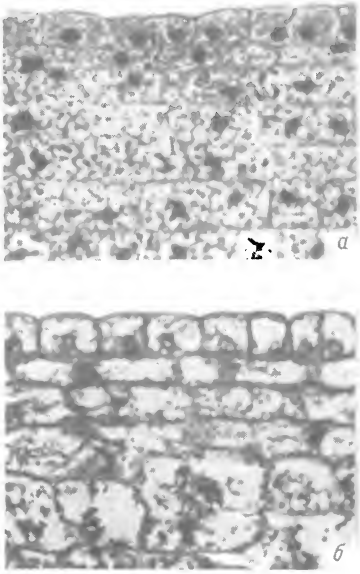


Рис. 5. Положение ядер в клетках эпидермиса гипокотиля зародыша *Fraxinus excelsior*.

а — в начале теплой стратификации;
б — в начале холодной стратификации.

Vol. LVI *No. 11*

November 1971

BOTANICAL JOURNAL PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Page

K. M. Khailov. Communications by means of external metabolites between different seaweeds in the inshore plant communities 1557
K. A. Kurkin. On summer and long-term rest of perennial grasses of the Barabinsk forest-steppe. (1 textfigure) 1564
M. D. Yoffe. The endosperm and embryo development in *Anemone nemoreosa* L. (5 textfigures) 1582
M. V. Baranova. The morphogenesis of the bulbs of lilies. (8 textfigures) . . . 1593
H. A. Kondratieva-Melvile. On the influence of the developing bean on the stem bundles of *Vicia faba* L. (2 textfigures) 1605
A. K. Fedorov. The reaction of plants on the «yarovization». (4 textfigures) . . . 1610
I. K. Kirshin. The terms of completion of the autumn induction of flowering in winter perennial grasses. (2 textfigures) 1625

NEW TAXA 1632

I. A. Iliinskaya. On *Trochodendroides arctica* and *T. richardsonii.* (1632). — **I. A. Linczevski.** Notes on *Limoniaceae.* 3. (1633).

REPORTS 1636

G. S. Kalenov. The vegetation successions of the Tedzhen-river ancient delta. (1636). — **V. I. Grubov.** A new contribution to the list of flora of the Mongolian People's Republic. (1641). — **A. D. Mikheev.** The American weed *Euphorbia dentata* Michx. in the Soviet Union. (1643). — **I. V. Cheshmedzhiev.** Cytosystematic study of some species from genera *Allium* L. and *Nectaroscordum* Lindl. (3 textfigures). (1644). — **T. I. Alexakhina.** The pecularities of soil algae flora in different types of forest. (I textfigure). (1658). — **I. S. Trifonova.** The phytoplancton of the waterbodies of the Sulak-River basin in Daghestan A. S. S. R. (1669). — **L. N. Voloshko.** On the special composition of phytoplancton in the Lower Volga and its delta. (1674). — **T. A. Antropova.** Temperature adaptation of the *Mnium affine* Bland. moss cells. (2 textfigures). (1681). — **N. F. Anikushin.** The development of chloroplasts in the cotyledons of *Picea excelsa* Link in the light and the dark. (2 plates). (1687). — **A. I. Liashuk.** Anatomical changes in the embryo of *Fraxinus excelsior* L. in the process of seed stratification. (6 textfigures). (1689). — **E. A. Mokeeva.** Some regularities of the lentils development in plants. (2 textfigures). (1693). — **M. N. Tikhonova.** On the development of sprouts in *Bletilla striata* (Thunb.) Reichb. f. and *Calanthe vestita* Lindl. var. *regnieri* (Reichb. f.) Veitch. (3 textfigures). (1697).

REVIEWS 1705

M. I. Kotov. *N. M. Dudin, E. N. Kondratiuk.* The atlas of fruits and seeds of Leguminosae from the natural flora of the Ukrainian S. S. R. (1705). — **A. K. Skvortsov.** *B. Hansen* and *K. Rahn.* Determination of Angiosperm families by means of a punched-card system. (1969). (1705). — **E. S. Teriokhin** and **V. F. Shamurin.** *Hans Kugler.* Blütenökologie. (1970). (1707). — **L. A. Kuprijanova.** On the journal «Grana». (1709).

LOSSES OF SCIENCE 1711

N. A. Avrorin, M. V. Baranova, F. S. Pilipenko, O. A. Sviazeva and A. M. Semionova-Tian-Shanskaya. To the memory of Sergey Yakovlevich Sokolov. (20 V 1897 — 8 III 1971). (1711).

ANNIVERSARIES 1714

K. M. Sytnik. 50 th anniversary of the Kholodny Institute of botany of the Academy of Sciences of the Ukrainian S. S. R. (1714).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

К. М. Хайлов. Внешнеметаболические связи макрофитов в прибрежных морских фитоценозах 1557
К. А. Куркин. Летний и многолетний покой травянистых многолетников Барабинской лесостепи. (С 1 рис.) 1564
М. Д. Иоффе. Развитие эндосперма и зародыша у *Anemone nemorosa* L. (С 5 рис.) 1582
М. В. Баранова. Морфогенез луковиц лилий. (С 8 рис.). 1593
Е. А. Кондратьева-Мельвиль. Влияние развивающегося плода на проводящие пучки стебля *Vicia faba* L. (С 2 рис.) 1605
А. К. Федоров. О реакциях растений на яровизацию. (С 4 рис.) 1610
И. К. Киршин. Сроки завершения осенней индукции цветения озимых многолетних злаков. (С 1 рис.) 1625

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1632

И. А. Ильинская. О *Trochodendroides arctica* и *T. richardsonii.* (1632). — **И. А. Линчевский.** Заметки о *Limoniaceae.* (1633)

СООБЩЕНИЯ 1636

Г. С. Каленов. Сукцесии растительности древней дельты реки Теджен. (1636). — **В. И. Грубов.** Новое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики. (1641). — **А. Д. Михеев.** *Euphorbia dentata* Michx. — американское сорное растение в Советском Союзе. (1643). — **И. В. Чешмеджиев.** Цитосистематическое исследование некоторых видов из родов *Allium* L. и *Nectaroscordum* Lindl. (С 3 рис.). (1644). — **Т. И. Алексахина.** Особенности флоры почвенных водорослей в разных типах леса. (С 1 рис.). (1658). — **И. С. Трифонова.** Фитопланктон водоемов бассейна реки Сулак в Дагестане. (1669). — **Л. Н. Волошко.** Видовой состав фитопланктона Нижней Волги и ее дельты. (1674). — **Т. А. Антропова.** Температурная адаптация клеток мха *Mnium affine* Bland. (С 2 рис.). (1681). — **Н. Ф. Аникушин.** О развитии хлоропластов семядолей ели *Picea excelsa* Link на свету и в темноте. (С 2 табл. рис.). (1687). — **А. И. Ляшук.** Анатомические изменения зародыша *Fraxinus excelsior* L. в процессе стратификации семян. (С 6 рис.). (1689). — **Е. А. Мокеева.** Некоторые закономерности развития чечевичек у растений. (С 1 рис.). (1693). — **М. Н. Тихонова.** О развитии побегов у *Bletilla striata* (Thunb.) Reichb. f. и *Calanthe vestita* Lindl. var. *regnieri* (Reichb. f.) Veitch. (С 3 рис.). (1697).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1705

М. И. Котов. *Н. М. Дудик, Е. Н. Кондратюк.* Атлас плодов и семян бобовых природной флоры УССР. (1705). — **А. К. Скворцов.** *Б. Хансен* и *К. Ран.* Определение семейств покрытосеменных с помощью перфокарт (1969). (1705). — **Э. С. Терехин** и **В. Ф. Шамурин.** *Ганс Куглер.* Экология цветка (1970). (1707). — **Л. А. Куприянова.** О журнале «Grana». (1709).

ПОТЕРИ НАУКИ 1711

Н. А. Аврорин, М. В. Баранова, Ф. С. Пилипенко, О. А. Связева, А. М. Семенова-Тян-Шанская. Памяти Сергея Яковлевича Соколова. (20 V 1897—8 III 1971). (С 1 портретом). (1711).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 1714

К. М. Сытник. Институт ботаники им. Н. Г. Холодного Академии наук Украинской ССР (К 50-летию со дня основания). (1714).